BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME XLIII.

Septième Série. — Premier volume.

1909.

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

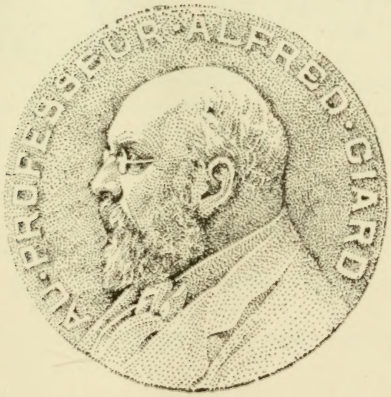
ALFRED GIARD,

ET CONTINUÉ PAR

L. BLARINGHEM (PARIS),
G. BOHN (PARIS),
M. CAULLERY (PARIS)

CH. JULIN (LIÉGE),
F. MESNIL (PARIS),

P. PELSENEER (GAND),
CH. PÉREZ (PARIS).
ET. RABAUD (PARIS).

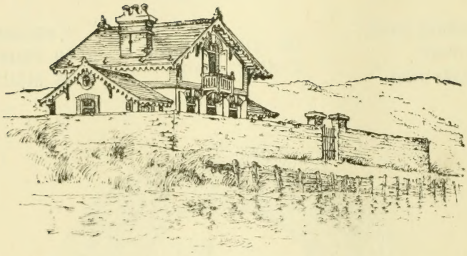


LONDRES,
DULAU & C°
Soho-Square, 37.

PARIS,
Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés,
3, rue d'Ulm
Paul KLINCKSIECK, rue Corneille, 3.

BERLIN,
FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W., Carlstrasse, 11

F63.2(6)
15



1289

TABLE

BLARINGHEM (L.). — La parthénogénèse des plantes supérieures (avec 17 fig. dans le texte) 113

BOHN (G.). — Les variations de la sensibilité périphérique chez les animaux. Essai d'application de la chimie physique à la psychologie animale (avec 11 fig. dans le texte) 481

BORDAGE (Edm.). — Mutation et régénération hypotypique chez certains Atyidés (avec 7 fig. dans le texte) 93

CÉPÈDE (C.) et POYARKOFF. — Sur un Infusoire astome parasite du foie des Cyclas (avec Pl. VI et 14 fig. dans le texte) 463

CUÉNOT (L.). — Les mâles d'abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques ? 1

DAUDIN (H.). — Travaux et problèmes relatifs à la parthénogénèse artificielle 297

DELCOURT (A.). — Recherches sur la variabilité du genre *Notonecta*. Contribution à l'étude de la notion d'espèce (avec Pl. IV et V et 1 fig. dans le texte) 373

GILSON (G.). — *Prodajus ostendensis*, Epicaride parasite de *Gastrosaccus spinifer* (avec Pl. I et II) 19

GUYÉNOT (Emile). — Les fonctions de la vessie natatoire des poissons Téléostéens (avec Pl. III et 4 fig. dans le texte) 203

PELSENEER (P.). — A propos de la bipolarité 11

PIÉRON (H.). — Contribution à la Biologie de la Patelle et de la Calyptrée (avec 1 fig. dans le texte) 183

RABAUD (Et.). — Notes critiques sur les mœurs des Pompiles 171

TUR (Jan). — Observations sur la perversion de l'instinct maternel 477

Le tome XLIII a été publié en 4 fascicules sortis des presses aux dates ci-après :

Fascicule 1 (pages 1 à 112), le 19 mai 1909.
Fascicule 2 (pages 113 à 296), le 16 juillet 1909.
Fascicule 3 (pages 297 à 462), le 6 novembre 1909.
Fascicule 4 (pages 463 à 520), le 15 décembre 1909.

Les signataires de ces lignes se sont groupés pour continuer la publication du Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. *Ils entendent ainsi, d'abord, rendre hommage à leur commun et très regretté maître* ALFRED GIARD, *qui, après avoir participé à la rédaction du* Bulletin scientifique, historique et littéraire du département du Nord et des pays voisins, *a pris la direction du journal, l'a fait évoluer et l'a véritablement fondé sous sa forme, avec ses tendances et son programme actuels.*

Ce programme tient dans les quelques lignes inscrites sur la couverture :

« *Sans négliger aucune des parties des sciences biologiques, la* » *direction s'attache surtout à publier des travaux ayant trait à* » *l'Évolution* (*ontogénie et phylogénie*) *des êtres vivants. Les* » *recherches relatives à l'éthologie et à la distribution géogra-* » *phique, dans leurs rapports avec la théorie de la Descendance,* » *occupent aussi une large place dans le* Bulletin.

» *Enfin ce recueil peut être considéré comme le Journal de la* » *Station Zoologique de Wimereux* (*Pas-de-Calais*), *fondée et* » *dirigée, depuis 1874, par le Professeur* A. GIARD ».

Dans ses quarante-deux premiers volumes et sous des noms divers, mais surtout sous le dernier, le Bulletin *a enregistré une part notable de la production biologique française : par l'empressement qu'ont mis de nombreux biologistes belges à fréquenter la Station de Wimereux et à publier ici leurs travaux, il a mérité complètement son titre.*

Son originalité a été, pour une part tout au moins, de n'être pas étroitement spécialisé. A côté de nombreux travaux d'ordre général ou concernant la Zoologie, qui y dominent, on y trouve quelques mémoires de Botanique et de Paléontologie. Sans doute, la spécialisation s'impose, d'une manière générale, de plus en plus, aux revues comme aux hommes. Il est cependant profitable que, dans les deux cas, il y ait des exceptions à cette loi. Un journal scientifique, dont le but est l'étude du problème de l'Évolution, ne peut être ni purement zoologique, ni purement botanique, ni absolument limité à la nature actuelle.

GIARD, *par sa vaste culture de naturaliste, par sa connaissance presque égale de la Zoologie et de la Botanique, embrassait avec*

aisance l'étendue de ce programme. Pour y parvenir, nous unissons nos efforts et nos compétences particulières.

Nous entendons rester fidèles, d'une manière générale, à l'esprit qui a animé la publication jusqu'ici. Fidèles, en particulier, au libéralisme de notre maître disparu, nous ferons accueil à des travaux de tendances très variées, respectant pleinement, point n'est besoin de le dire, l'indépendance des auteurs. Nous faisons cependant plus spécialement appel aux travaux qui se rattachent à l'étude de l'Évolution (hérédité, variation, etc.), ou des divers problèmes généraux de la Biologie. Inutile de tracer des limites trop précises, de donner l'impression de la fixité, quand la Direction même du journal est pénétrée de l'idée d'évolution.

Quant à l'exécution matérielle de ce programme, en y donnant tous nos soins, nous devons cependant demander l'aide des auteurs. Nous attirons, en particulier leur attention sur le fait que les très longs mémoires sont de moins en moins lisibles, étant donnée l'énormité de la production. L'une des difficultés principales, dans la publication des mémoires de Biologie, est certainement l'illustration. Nous désirons vivement améliorer celle du Bulletin. *Mais il y a lieu de reconnaître que, dans les périodiques actuels, il y a parfois un luxe injustifié et que beaucoup de figures pourraient être aussi démonstratives, en étant exécutées par des procédés plus simples. Là encore, il faut associer les bonnes volontés des auteurs et de la Direction.*

Nous sommes fermement décidés à publier désormais le Bulletin *par fascicules correspondant environ à un quart de volume, soit 100 à 150 pages, et aussitôt réunie la matière de chaque fascicule, de façon que les auteurs attendent aussi peu que possible.*

*En présentant aujourd'hui ce premier fascicule de la série nouvelle, nous saluons respectueusement la mémoire d'*Alfred Giard *et, pour l'avenir, faisant appel à toutes les bonnes volontés, nous nous inspirons tous, en ce qui nous concerne, de la devise du pays de deux d'entre nous.*

L. Blaringhem ; G. Bohn ; M. Caullery ;
Ch. Julin F. Le Dantec ; F. Mesnil ;
P. Pelseneer ; Ch. Pérez ; Et. Rabaud.

L. CUÉNOT.
Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.

LES MÂLES D'ABEILLES PROVIENNENT-ILS TOUJOURS D'ŒUFS PARTHÉNOGÉNÉTIQUES?

Depuis la plus haute antiquité, on s'occupe du mode de génération des Abeilles, et il peut sembler extraordinaire qu'il y ait encore des points d'importance qui restent discutés ; il en est cependant ainsi ; actuellement, ce que l'on croyait acquis avec certitude sur la fécondation impossible des ouvrières, sur l'origine des mâles, sur l'unicité de la reine par ruche, sur la nécessité du vol nuptial pour la fécondation de la reine, est, à tort ou à raison, remis en question. Pour réaliser avec les Abeilles des expériences d'une absolue rigueur, ce qui est du reste difficile, il faudrait, non pas faire des observations de hasard sur les ruches d'un apiculteur complaisant, mais avoir un rucher expérimental, placé dans des conditions scientifiques, et suivi d'une façon continue ; les problèmes qui se posent seraient rapidement résolus, je n'en doute pas. En attendant que quelque Carnegie du vieux monde crée dans notre pays un établissement comparable à la *Station for experimental Evolution* de Cold Spring Harbor, ce paradis des biologistes, contentons-nous de moyens de recherche plus modestes.

Le présent travail est le récit d'une expérience qui semblait facile et démonstrative, mais dont les résultats n'ont pas eu cependant la précision attendue ; si je les publie, c'est surtout dans l'espoir d'inspirer un observateur mieux placé, et de ramener l'attention, au point de vue scientifique, sur l'hybridation des Abeilles.

Etat de la question. — Lorsqu'une ruche, veuve de sa reine, n'a aucun espoir d'en produire de nouvelles, certaines ouvrières se mettent à pondre des œufs, qui tous, sans exception, donnent naissance à des mâles ou faux-bourdons, comme le savait déjà Aristote (*De generatione animalium* : les faux-bourdons se développent dans une ruche sans reine). Il est généralement admis

que l'ouvrière n'est pas fécondable, et que par conséquent ces œufs de mâles sont d'origine parthénogénétique ; mais ce dogme a ses hérétiques, paraît-il, et des apiculteurs ont observé des accouplements entre ouvrières et faux-bourdons (voir Aloïs Alfonsus, *Allg. Lehrbuch der Bienenzucht,* Wien, 1905).

D'autre part, on admet qu'une reine vierge peut pondre des œufs et que ceux-ci donnent exclusivement naissance à des mâles ; mais Kuckuck (1907) rapporte des observations, dont j'ignore la valeur scientifique, d'où il résulterait qu'une reine vierge ne pond jamais.

Le désaccord est encore bien plus manifeste lorsqu'il s'agit des œufs pondus par une reine authentiquement fécondée ; on sait que ces œufs sont de deux sortes ; les uns, déposés presque toujours dans de petites cellules, donnent naissance à des femelles stériles, les ouvrières ; les autres qui sont pondus dans des cellules plus grandes, soit à certaines époques de l'année, soit lorsque les reines sont âgées (reines bourdonneuses), donnent naissance à des mâles. Johann Dzierzon, un prêtre de Karlsmarkt (Silésie), apiculteur expérimenté et bon observateur, a publié en 1845 et 1852, une théorie restée célèbre sur l'origine parthénogénétique des mâles produits par les reines fécondées : tandis que les œufs d'ouvrières sont fécondés lors de leur passage devant le réceptacle séminal, ceux des mâles, qui ne diffèrent en rien de ceux-là en tant qu'œufs, ne sont pas fécondés, soit parce qu'il n'y a plus de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal (vieilles reines), soit parce qu'un réflexe, dont le point de départ est mal connu, ferme dans certaines circonstances le réservoir à sperme.

Cette théorie de Dzierzon est très séduisante et s'accorde bien avec tout ce qu'on sait — ou croit savoir — de la biologie de l'Abeille ; il est satisfaisant pour l'esprit que tous les œufs de mâles, qu'ils soient pondus par des ouvrières, des reines vierges ou des reines fécondées, aient la même valeur. Elle est d'accord avec une expérience ingénieuse de Sanson (1878) : si une reine qui a été jadis fécondée, est gelée et ramenée ensuite à la vie, il paraît qu'elle ne pond plus désormais que des œufs de mâles ; l'examen des spermathèques montre que celles-ci ne renferment plus que des spermatozoïdes morts. Elle explique les observations microscopiques de von Siebold (1856), Paulcke (1899) et Petrunkewitsch (1901), qui n'ont pas trouvé de spermatozoïdes dans les œufs enfermés dans les cellules de mâles, alors qu'il y en a dans les œufs renfermés

dans les cellules d'ouvrières. Il est vrai que ces dernières recherches sont très sujettes à caution ; il paraît que VON SIEBOLD a recherché — et souvent trouvé — les spermatozoïdes dans des œufs qui étaient depuis longtemps en segmentation ; il paraît que PETRUNKEWITSCH aurait été abusé par des précipités cristallins de sublimé simulant l'aster des spermocentres. Il y a aussi une histoire de tubes renfermant les uns des œufs de faux-bourdons, les autres des œufs d'ouvrières, que DICKEL aurait envoyés comme vérification à PETRUNKEWITSCH, et dont les étiquettes auraient été malignement échangées. Tout cela ne laisse pas de jeter quelque doute dans l'esprit.

Mais, quelque séduisante qu'elle soit, la théorie de DZIERZON, tout en étant accueillie avec faveur par la majorité des apiculteurs et des zoologistes, a été vivement attaquée dès son apparition et tout récemment. Dans une série d'articles, parus de 1898 à 1908, DICKEL, un apiculteur de Darmstadt, soutient, contrairement à DZIERZON, que les œufs mâles sont aussi bien fécondés que les œufs d'ouvrières, et que la détermination du sexe est due aux soins spéciaux que donnent les ouvrières aux œufs pondus dans les grandes cellules. D'après DICKEL, il pourrait donc y avoir dans une ruche deux sortes d'Abeilles mâles, les unes qui proviendraient d'œufs parthénogénétiques (ouvrières fertiles ou reines vierges), les autres qui proviendraient d'œufs fécondés ; il y aurait même une race égyptienne, étudiée par l'apiculteur WILHEM VOGEL, dans laquelle on pourrait distinguer les deux sortes de mâles à des caractères externes, les premiers ayant un plastron jaune thoracique qui manque aux seconds.

Il y a deux expériences ou observations qui trancheraient le différend d'une façon définitive : 1° on pourrait compter les chromosomes, d'une part chez une ouvrière ou une reine, d'autre part chez un mâle produit par une reine fécondée. Tous les œufs d'Abeilles, on le sait, émettent deux globules polaires, qu'ils soient ou non parthénogénétiques (BLOCHMANN, 1889) ; leur nombre de chromosomes est donc réduit de moitié et égal à N ; les femelles qui proviennent d'œufs fécondés, ont nécessairement 2 N, tandis que les mâles, s'ils provenaient d'œufs non fécondés, ne doivent posséder que N chromosomes. Tout ce que l'on sait avec certitude sur ce point spécial, c'est que les spermatogonies des faux-bourdons ont 16 chromosomes (MARK et COPELAND, MEVES) ; si ce nombre représente N, il doit y avoir 32 chromosomes dans les ovogonies des reines, avant que

s'opère la réduction nucléaire. Mais on manque de renseignements à ce sujet, ou plus exactement on n'est pas d'accord sur la valeur de N (comparer PETRUNKEWITSCH et MEVES).

Tout récemment, MARTIN KUCKUCK (1907), encore plus révolutionnaire que DICKEL, avance que tous les œufs d'Abeilles, quels qu'ils soient, sont fécondés, et il base son affirmation sur une constatation de fait qui a sa valeur. Si l'on admet que les œufs de faux-bourdons, qu'ils proviennent de reines ou d'ouvrières, sont parthénogénétiques, c'est-à-dire ne renferment que N chromosomes, il est vraisemblable que les noyaux des cellules blastodermiques doivent avoir un volume différent suivant le sexe des œufs ; les expériences de BOVERI sur les œufs dispermiques d'Oursins ont montré en effet que le volume des noyaux d'un embryon variait proportionnellement au nombre des chromosomes qu'il renferme. Les noyaux des embryons d'Abeilles mâles, à N chromosomes, devraient être de moitié plus petits que ceux des Abeilles femelles, qui ont 2 N. Or, KUCKUCK constate que les noyaux des cellules blastodermiques des embryons d'ouvrières, de faux-bourdons provenant de reines, et de faux-bourdons provenant d'ouvrières, sont tous de grosseur comparable.

2° Dès l'apparition de la théorie de DZIERZON, on a eu l'idée de croiser ensemble deux races différentes, par exemple des *mellifica* types, ou Abeilles allemandes, à abdomen noir, avec des *ligustica* ou Abeilles italiennes, dont les anneaux abdominaux sont bordés de jaune. Après un tel croisement, les ouvrières doivent montrer des traces plus ou moins manifestes d'hybridité, tandis que les faux-bourdons, si la théorie de DZIERZON est vraie, doivent être strictement conformes au type maternel. Cette expérience, qui paraît si facile à réaliser et si probante, a donné les résultats les plus contradictoires. DZIERZON lui-même a été le premier à la tenter (*Bienenfreund*, 1854, p. 63) : il a observé des croisements dans les deux sens entre italiennes et allemandes ; mais, tandis que les mères italiennes donnaient bien des faux-bourdons de leur race, deux mères allemandes ont fourni des résultats différents ; l'une produisit uniquement des faux-bourdons noirs, de son type, mais l'autre donna quelques faux-bourdons très brillamment colorés en jaune, beaucoup plus même que les mâles des ruches italiennes. DZIERZON en perdit la foi en sa propre théorie ; ce furent les expériences de VON BERLEPSCH et de VON SIEBOLD qui la lui rendirent.

Von Berlepsch (1856) obtint le résultat prévu par Dzierzon ; les mâles de la ruche hybride montrèrent une couleur identique à celle de la mère, sans exception ; pas un seul ne rappela le père. Von Siebold (1864), observa une ruche de l'apiculteur Eugster de Constance, qui contenait une reine de pure race italienne, fécondée par un faux-bourdon allemand ; pendant quatre ans, cette ruche produisit des centaines d'Abeilles hermaphrodites, toutes ouvrières, semble-t-il, les unes paraissant de race italienne, les autres nettement hybrides ; mais tous les mâles étaient de pure race italienne comme la mère.

Mais Lowe, en 1867, après plusieurs années d'expériences avec des ruches hybrides, exprime une opinion opposée aux précédentes : avec des reines égyptiennes fécondées par des mâles noirs, il obtint beaucoup de faux-bourdons qui paraissaient avoir des caractères du parent mâle. L'expérience plus soignée de J. Perez (1878) le conduit aussi à repousser la théorie de Dzierzon ; il prit comme sujet femelle une reine italienne, dont les parents devaient être de pure race, car la mère de cette reine, provenant d'une marque connue d'apiculteurs de Vénétie, et envoyée en France déjà fécondée, produisit pendant deux saisons, des ouvrières ayant tous les caractères de pures italiennes.

Le père fut un faux-bourdon de la race française commune ; quant au rucher, il renfermait, au début de l'expérience, uniquement des ouvrières de pure race française, sans faux-bourdons. Après quelque temps, Perez examina avec soin 300 mâles provenant de cette ruche ; ils ne provenaient pas d'ouvrières fertiles, car la fertilité des ouvrières est un accident assez rare, et il est assez douteux que ce fussent des émigrants d'une ruche voisine, car de tels échanges ne sont pas habituels. Or, sur ces 300 mâles, 151 étaient de purs italiens, mais 83 étaient de pures Abeilles communes, et 66 montraient des gradations variées entre les deux races employées ; 66 + 83 = 149 mâles avaient donc des caractères de la race paternelle, et nécessairement ne pouvaient provenir que d'œufs fécondés.

Arviset (1878) a annoncé qu'il avait obtenu un résultat similaire, et Perez rapporte en 1879 l'observation d'un M. Matter, qui aurait vu 300 mâles petits, d'un noir de jais, semblables à des mâles africains, dans une ruche dont la reine italienne avait été fécondée par un faux-bourdon noir d'Afrique. Kuckuck parle aussi d'un

Italien, M. Lanfranchi, dont les expériences confirmeraient encore les précédentes ; mais je ne sais pas où ses résultats ont été publiés.

Assurément, ces expériences sont critiquables ; Sanson (1878) et Cook (1879) ont suggéré que la reine utilisée par Perez était un hybride, ce que nous appellerions maintenant un hétérozygote, possédant en puissance les caractères de la race noire, dominés par les caractères de la race italienne : c'est très possible, et en tous cas, Perez n'a pas démontré le contraire. Il paraît aussi (Root in Phillips, 1903), que la progéniture des reines italiennes considérées comme pures présente des oscillations curieuses des caractères de pigmentation : alors que les ouvrières sont toutes uniformément marquées de jaune, les reines varient du noir franc au jaune brillant (cette différence entre reines et ouvrières est bien surprenante, à mon avis) ; quant aux faux-bourdons ils varient également dans de larges limites ; quelques-uns sont très jaunes, d'autres très noirs. On ne pourrait donc réaliser l'expérience cruciale qu'en prenant des précautions préparatoires, pour être sûr de la nature homozygote des reines italiennes.

J'ai pensé à recommencer l'expérience, mais en sens inverse, avec une femelle noire et un mâle jaune, parce qu'il est beaucoup plus facile d'être certain de la nature homozygote de l'Abeille noire, dont on connaît la ruche d'origine, les parents et les frères et sœurs. M. Authelin, président de la Société d'apiculture de l'Est, que j'avais entretenu de ce projet d'expérience, a bien voulu mettre à ma disposition une de ses ruches et se charger des manipulations techniques ; qu'il veuille bien agréer mes très vifs remerciements pour toute la peine qu'il a prise et pour les précieux renseignements qu'il m'a donnés à maintes reprises.

J'ai choisi comme races l'Abeille noire commune, qui a l'abdomen d'un noir franc, et une Abeille jaune, connue sous le nom de *golden bee*, qui a de larges bandes d'un jaune doré sur les anneaux abdominaux, aussi bien chez les mâles que chez les ouvrières. La différence entre les deux races est saisissante ; cette Abeille dorée a été obtenue par les Américains, en sélectant, paraît-il, l'Abeille italienne (*ligustica*) ; il semble bien que c'est une race constante ; les individus utilisés ont été achetés à une firme française qui s'est spécialisée dans les *golden bee*. Quant à l'Abeille noire commune, elle paraît bien être homozygote ; la reine utilisée provenait d'une ruche dont tous les membres présentaient l'uniformité de couleur,

et il n'y a pas eu, dans ce rucher de M. AUTHELIN, de croisements antérieurs avec des italiennes ou des chypriotes.

Voici le récit de l'expérience : en 1907, une reine commune fut fécondée par un faux-bourdon doré ; peu après il apparut dans la ruche, mêlées aux ouvrières noires de l'essaim primitif, de jeunes ouvrières présentant des bandes jaunes sur l'abdomen, bandes plus ou moins larges, plus ou moins nombreuses, mais toujours bien nettes ; il n'est pas douteux que ce sont bien des femelles hybrides, et que le caractère bandes jaunes, bien que légèrement oscillant, domine le caractère abdomen noir.

Les faux-bourdons sont examinés en détail, en 1900, au nombre de plusieurs centaines. Presque tous sont noirs, comme des mâles d'Abeille commune ; deux seulement (sur 300 mâles environ) présentent *une* large bande jaune sur le premier anneau abdominal, rappelant beaucoup les bandes plus nombreuses du *golden bee :* une douzaine de mâles présentent aussi quelques marques jaunes abdominales, beaucoup moins accentuées.

Ce résultat, quelque peu troublant, demande à être interprété ; assurément, pour l'immense majorité des exemplaires, les mâles sont identiques au type de la reine, ce qui est d'accord avec la théorie de DZIERZON, et les expériences de VON BERLEPSCH et VON SIEBOLD ; mais il y a malheureusement quelques exceptions. Il n'y a pas à invoquer une latence de bandes jaunes chez la reine originelle ; car si elle était hétérozygote, il y aurait eu sans doute quasi-égalité de faux-bourdons à bandes et de faux-bourdons noirs. Les deux mâles à bandes peuvent être des hybrides, des variants ou des émigrants de ruches lointaines ; l'hypothèse la plus vraisemblable serait celle des variants ; mais M. AUTHELIN et moi, nous avons examiné un grand nombre de faux-bourdons provenant d'autres ruches de la race commune, et nous n'y avons pas vu de variants qui ressemblassent aux deux pseudo-hybrides ; mais cet examen a pu être insuffisant ; il faudrait, avant de faire l'expérience de l'hybridation, être mieux fixé que je ne l'étais sur l'étendue des variations de la race commune et de la race *golden bee.*

L'expérience que j'ai tentée, même si elle ne laissait aucun doute sur la question de fait, ce qui n'est pas exactement le cas, serait encore passible d'une critique. On sait maintenant qu'il y a des caractères somatiques qui ne se comportent pas de même lorsqu'ils affectent un mâle ou une femelle : ainsi dans le croisement du

Mouton race Dorset à cornes × Suffolk sans cornes, le caractère présence de cornes est dominant chez le mâle et dominé chez la femelle; des maladies comme l'hémophilie, la cécité pour les couleurs, la maladie de GOWER, l'atrophie péronéale sévissent seulement sur les mâles, tandis qu'elles sont latentes chez les femelles; les Chats bicolores (noir et orange) sont presque toujours femelles; ces deux couleurs (*tortoise-shell* des Anglais) refusent de s'exprimer côte à côte chez les mâles.

Si les faux-bourdons provenaient d'œufs fécondés, il se pourrait après tout que le fait d'être mâle empêchât à la première génération le développement des marques jaunes du *golden bee*; les caractères dominants seraient ceux de la race maternelle noire. Il y a là évidemment une petite difficulté à lever; pour que l'expérience de croisement soit définitive et décisive, il faudrait tenter le croisement inverse de celui que j'ai réalisé, c'est-à-dire faire féconder une reine *golden bee*, bien homozygote, par un faux-bourdon noir. Somme toute, le résultat que j'ai obtenu, bien que passible de critiques, parle contre l'opinion de DICKEL et de KUCKUCK, et confirme la théorie de DZIERZON.

Nancy, 4 Décembre 1908

AUTEURS CITÉS

ARVISET. — Ouvrières pondeuses et parthénogénèse (*L'Apiculteur*, 22, 1878, p. 231).

BERLEPSCH (VON). — Die Drohneneier sind nicht befruchtet (*Eichstädt Bienen Zeitung*, 12, 1856, p. 181).

BLOCHMANN. — Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern (*Morph. Jahrb.*, 15, 1889, p. 85).

COOK. — Parthenogenesis in the Honey Bee (*Amer. Natur.*, 13, 1879, p. 393).

DICKEL. — Zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung der Honigbiene (*Zool. Anz.*, 33, 1908, p. 222). — Nombreux travaux antérieurs depuis 1898 indiqués dans PHILLIPS, dans l'Année biologique, etc.

DZIERZON. — Liste complète de ses travaux dans *Bibliotheca Zoologica*, II, p. 2270.

KUCKUCK. — Es gibt keine Parthenogenesis, Leipzig, 1907.

LOWE. — Observations on Dzierzon's theory of parthenogenesis in the Honey Bee (*Trans. Entom. Soc. London* [3], 5, 1867, p. 547).

MARK et COPELAND. — Some stages in the spermatogenesis of the Honey Bee (*Proceed. of the Amer. Acad. of Arts and Sc.*, 42, 1906, p. 103).

MEVES. — Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion (*Arch. für mikr. Anat.*, 70, 1907, p. 414).

PAULCKE. — Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (Apis mellifica ♂). (*Anat. Anzeiger*, 16, 1899, p. 474).

PEREZ (J.). — Mémoire sur la ponte de l'Abeille reine et la théorie de DZIERZON (*Ann. Sc. Nat.* [6], 7, 1878, art. n° 18).

— Réflexion sur les observations de M. MATTER à propos de la théorie de DZIERZON (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 33, 1879, Comptes rendus, p. VI).

PETRUNKEWITSCH. — Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei (*Zool. Jahrb., Abth. für Anat.*, 14, 1901, p. 573).

— Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei (*Zool. Jahrb., Abth. für Anat.*, 17, 1903, p. 481).

PHILLIPS. — A review of parthenogenesis (*Proceed. Amer. Philos. Soc.*, 42, 1903, p. 275) [Bibliographie très complète et historique de la question].

SANSON. — Note sur la parthénogénèse chez les Abeilles (*Ann. Sc. Nat.* [6], 7, 1878, art. n° 19).

SIEBOLD (VON). — Ueber Zwitterbienen (*Zeit. für wiss. Zool.*, 14, 1864, p. 73).

WEISMANN. — Ueber die Parthenogenese der Bienen (*Anat. Anzeiger*, 18, 1900, p. 492).

Paul PELSENEER (Gand).

A PROPOS DE LA « BIPOLARITÉ ».

Au sujet de toute théorie, il y a des arguments et des objections : la théorie de la bipolarité [1] ne fait pas exception à cette règle. Mais il semble que, pour le moment, les objections l'emportent considérablement par leur poids, sur les arguments.

Ces objections sont de deux ordres :

I. — Objection de fait : les espèces strictement bipolaires (particulièrement littorales) sont d'une rareté extrême — même en comparaison des formes cosmopolites ;

II. — Objection d'opportunité : la présence simultanée de certaines espèces dans les deux régions polaires — à l'exclusion de la zone intermédiaire — n'est pas nécessairement due à l'unique cause suggérée dans la théorie bipolaire ; elle peut être produite par plusieurs facteurs différents.

I.

Au sujet de l'objection de fait :

1. Beaucoup de formes supposées identiques au Nord et au Sud, ont été reconnues spécifiquement *distinctes*.

2. Bien des espèces supposées d'abord exclusivement bipolaires, ont été reconnues *cosmopolites*.

---

[1] Sont dites « bipolaires », les formes zoologiques existant simultanément dans les deux provinces marines polaires N. et S., mais *absentes* dans toute l'étendue intermédiaire. D'après la théorie de la « Bipolarité », les faunes marines polaires boréale et australe paraissent semblables dans une partie considérable de leurs composants ; elles constituent le résidu d'une faune universelle préexistante, disparue sous les Tropiques (PFEFFER), ou y conservée en partie, après envoi vers les deux zones polaires, d'une même portion de ses éléments (MURRAY).

Pour la bibliographie de la question, voir PELSENEER, *Résultats du voyage du S. Y.* BELGICA. Mollusques, 1903. — KÜKENTHAL. Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen, *Veröff. Inst. f. Meereskunde*, Heft II, 1907.

3. Divers grands phylums et autres divisions très étendues n'offrent *pas un seul cas* spécifique incontesté de bipolarité.

1.

Un exemple typique du premier cas se rencontre dans les Bryozoaires. PFEFFER trouvait ce groupe « le plus puissant appui » à la doctrine de la bipolarité et il en énumérait une liste de 18 espèces (1). Dans ces dernières années, un des spécialistes les plus réputés dans la connaissance de ces organismes a pu écrire : « ... a carefull examination of the list leaves *nothing* to support the position taken up by PFEFFER » (2).

2.

Au deuxième cas se rapporte l'exemple des Copépodes, dont GIESBRECHT (3) indique 6 espèces bipolaires. — Or, de ces six formes spécifiques, une seule, jusqu'ici, n'a pas encore été rencontrée dans la zone tropicale : c'est *Pseudocalanus pygmaeus :* toutes les autres sont cosmopolites.

3.

Comme exemple de grands phylums sans espèces bipolaires, on peut citer les Échinodermes, les Mollusques, les Éponges, et à côté d'eux, comme subdivisions étendues ayant été l'objet d'une constatation identique : les Poissons, les Némertiens, les Zoanthaires, les Méduses, etc.

1° L'absence de formes bipolaires parmi les Échinodermes a déjà été signalée par les autorités telles que LUDWIG (4) et KOEHLER (4bis).

---

(1) PFEFFER. Die niedere Thierwelt des antarktischen Ufergebietes, *Ergebn deutsch. Polar-Exped.*, Allgem. Theil., 1890, p. 471.

(2) WATERS. *Résultats,* BELGICA, Bryozoa, 1904, p. 6.

(3) GIESBRECHT. *Résultats, etc.,* BELGICA, Copepoda, p. 7, 1902. — Le plus récent travail sur les Copépodes antarctiques confirme la rareté des formes bipolaires : WOLFENDEN, *National antarctic Expedition 1901-1904,* Copepoda (Natural History, vol. IV, Zoologie, VIII, p. 5 : « so far as Copepod fauna is concerned, there is a little ressemblance between the characterictic fauna of both Polar Regions ».

(4) LUDWIG. Ophiuroiden, *Hamburger Magalhaensischer Sammelreise,* 1899. — Arktische Seesterne, *Fauna Arctica* (RÖMER et SCHAUDINN), Bd I, heft 3, 1900, p. 495 : « keine einzige « bipolare » art ». — Arktische und antarktische Holothurien, *ibid.* Bd. I, heft 1. — Seesterne, *Résultats, etc.,* BELGICA, 1903, p. 3.

(4bis) KŒHLER. Echinides et Ophiurides, *Résultats, etc.,* BELGICA, 1901, p. 37, 38.

R. PERRIER a cependant indiqué *Psolus squamatus* comme présent dans les deux régions polaires boréale et australe (1). Or VANEY (1bis) qui a refait l'étude de la forme en question a reconnu que le type de l'antarctique est une espèce distincte : *Psolus segregatus*.

2° Pour ce qui concerne les Mollusques, que j'ai personnellement étudiés, les diverses Expéditions antarctiques successives n'ont fourni aucun exemple littoral incontesté de bipolarité. C'est le cas pour :

A) l'expédition de la *Southern Cross*, dont les récoltes font dire à SMITH : « this collection furnishes only *negative evidence* with regard to the similarity of arctic and antarctic Mollusca » (2) ;

B) l'expédition antarctique Belge (3) ;

C) l'expédition de la *Discovery*, à propos des collections de laquelle SMITH écrit encore : « It does not show any particular ressemblance to the arctic fauna ; indeed, the genera have almost a worldwide distribution» (4) ;

D) l'expédition du *Français* (5).

Il n'y a guère que trois espèces *planctoniques* au sujet desquelles il y ait contestation :

Limacina helicina et *Clione limacina* sont considérées comme bipolaires par MEISENHEIMER (6), alors que la forme australe de chacune de ces deux « espèces » est tenue pour un type spécifique

---

(1) R. PERRIER. Holothuries antarctiques du Muséum de Paris, *Ann. d. Sciences nat., Zoologie*, sér. 9, vol. 1, p. 65 « c'est le seul exemple de bipolarité connu jusqu'ici dans le groupe des Holothuries ».

(1bis) VANEY. Holothuries, *Expédition antarctique française*, p. 27-28, 1906.

(2) SMITH. *Report on the Collections of natural history made in the antartic regions during the voyage of the « Southern Cross »*, VII, Mollusca, p. 201, 1902.

(3) PELSENEER. *Résultats, etc.*, BELGICA, Mollusques, p. 71-77, 1903.

(4) SMITH. *National antarctic Expedition*, Natural History, vol. II, Mollusca and Brachiopoda, 1907.

(5) LAMY. Mollusques : Gastropodes et Pélécypodes, *Expédition antarctique française*, 1906. — Dans une note récente sur la Bipolarité (Note on the Bipolarity of Littoral Marine Forms, *Trans. and Proc. New-Zealand Institute*, vol. XXXIX, 1907), FARQUHAR énumère diverses espèces qui seraient communes à la Nouvelle-Zélande et au Nord de l'Europe ; mais cette liste ne mérite guère confiance, car à côté d'espèces *cosmopolites* comme *Tritonium costatum*, elle confond sous le même nom des espèces différentes, comme *Lima bullata* BORN, de l'Océan Pacifique, et *Lima bullata* TURTON (*L. loscombi*) des mers d'Europe.

(6) MEISENHEIMER. Pteropoda, *Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee Expedition*, Bd. IX, p. 56 (*Clione*), 1905. — Die Pteropoden etc. *Deutsche Südpolar Expedition 1901-1903*, Bd. IX, p. 96-98 (*Limacina*), p. 101-103 (*Clione*), 1905.

distinct par la généralité des spécialistes ; le plus récent de ceux-ci, ELIOT, dans son dernier travail, s'exprime ainsi : « I am still of opinion that the two chief antarctic forms (*Limacina antarctica Clione antarctica*) are distinct from the corresponding northern species » (1).

Enfin, si *Limacina retroversa* de l'hémisphère boréal et *L. australis* de la zone antarctique sont identifiés par MEISENHEIMER (2) et même par ELIOT (3), ce dernier n'en reconnaît pas moins, entre les deux formes (p. 9), l'existence de différences, constatées aussi par les auteurs précédents.

3° Les *Éponges* des différentes classes n'ont pas révélé de formes exclusivement bipolaires (4) ;

4° Pour les *Poissons*, les *Némertiens*, les *Zoanthaires* et les *Méduses*, DOLLO (5), BÜRGER (6), CARLGREN (7) et MAAS (7bis) arrivent respectivement aux mêmes résultats.

4.

Sans doute, on ne doit pas affirmer a priori qu'il n'existe pas de formes animales *à discontinuité tropicale*. Et il est même un petit nombre d'animaux marins qui *paraissent* actuellement inconnus dans les régions tropicales et qui se rencontrent dans les deux zones polaires, boréale et australe. En dehors d'espèces pélagiques (Copépodes, ? *Sagitta hamata*), on peut citer, entre autres, quelques Annélides (8) et Hydraires (8bis), et deux Amphipodes : *Ampelisca macrocephala* LILLJ. (9) et *Ampelisca eschrichti* KROYER (10).

---

(1) ELIOT. *National Antarctic Expedition*, Natural History, Pteropoda, p. 2, 1907.

(2) MEISENHEIMER, *Deutsche Südpolar Expedition, loc. cit.*, p. 103-105.

(3) *Loc. cit.*, p. 8.

(4) BREITFUSS. Die arktische Kalkschwammfauna, *Arch. f. Naturg.* 1898. — TOPSENT. *Résultats, etc.*, BELGICA, Spongiaires, p. 8, 1901.

(5) DOLLO. *Résultats, etc.*, BELGICA, Poissons, p. 104, 1904.

(6) BÜRGER. Nemertinen, *Hamburger Magaelhensische Sammelreise*, 1899.

(7) CARLGREN. Zoanthariens, *Hamburger Magaelhensische Sammelreise*, 1898, p. 41.

(7bis) MAAS. *Résultats, etc*, BELGICA, Medusen, p. 22-23, 1906.

(8) PRATT. A Collection of Polychaeta from the Falkland Islands, *Manchester Memoirs*, XIV, N° 13, 1901.

(8bis) *Obelia longissima* et *Sertularella gigantea* : BILLARD. Hydroïdes, *Expédition Antarctique Française*, p. 4) ; la première de ces espèces paraît cosmopolite.

(9) Nord de l'Europe et région antarctique (*Southern Cross*).

(10) Mers arctiques et région antarctique (*Expédition antarctique Française*, CHEVREUX Amphipodes).

Mais le nombre de ces formes n'est nullement considérable, et, à coup sûr, en aucune façon suffisant pour qu'il faille à leur propos édifier et maintenir une théorie générale.

II.

Au sujet de l'objection d'opportunité, s'il existe ainsi actuellement quelques cas spécifiques et génériques de bipolarité réelle et si même l'expérience ultérieure, au lieu d'en diminuer le nombre [1], venait à l'augmenter, — ils ne sont pas nécessairement explicables par une seule et même cause uniforme — pas plus que les cas de cosmopolitisme. En effet :

1. Les faunes arctique et antarctique *actuelles* ne se sont pas fatalement formées en une seule fois aux dépens d'une même faune universelle préexistante.

D'abord, quand commencèrent à s'établir nettement les climats terrestres (suivant toute apparence vers la fin du Secondaire), il est parfaitement probable que les dispositions topographiques [2] avaient — déjà par les phénomènes de variation qu'entraînent la séparation, la multiplicité des facies littoraux, etc., — assez bien différencié les faunes des deux hémisphères, lesquelles ont continué à évoluer chacune indépendamment.

2. D'autre part, à côté de l'explication par disparition des représentants tropicaux de formes originairement cosmopolites, conservées seulement dans les deux zones polaires, il est de tels cas littoraux de bipolarité qui semblent explicables par des migrations. Et bien qu'elles soient combattues par VON JHERING [3], il paraît vraisemblable que des migrations le long de la côte Ouest d'Amérique (BOUVIER, ORTMANN : Crustacés) aient pu déterminer certains rares exemples de bipolarité.

Toutefois, si, comme beaucoup le croient, il y a des relations de parenté entre les faunes marines polaires et abyssale, par migration dans l'un ou l'autre sens, il est bien évident que des espèces communes aux deux pôles, rencontrées aujourd'hui ou plus tard

---

(1) Ce qui est le sentiment d'un grand nombre d'auteurs : voir, par exemple : VON JHERING. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentine, *Anales d. Museo Nac. Buenos Aires*, XIV, p. 551, 1907.

(2) PELSENEER. *Résultats, etc.*, BELGICA, *loc. cit.*, p. 77.

(3) VON JHERING, *loc. cit.*, p. 550.

dans la zone abyssale (ou bathypélagique s'il s'agit de formes planctoniques), ne sont plus bipolaires, mais devenues de nouveaux exemples de cosmopolitisme.

III.

Les nombreuses publications qui se sont succédé depuis une quinzaine d'années, au sujet de la bipolarité, ont eu pour effet utile de ramener de plus en plus la question à sa véritable proportion : là est aussi l'excuse de ma nouvelle intervention dans le débat et des dernières remarques par lesquelles je veux terminer.

En fin de compte, il y a dans la théorie de la bipolarité, une part, mais seulement minime, de réalité.

La ressemblance des faunes marines polaires (dans le sens le plus large du mot : polaires s. str. et subpolaires : respectivement subarctique et subantarctique) est le plus souvent due à des espèces *représentatives* ou vicariantes, appartenant à des genres actuellement bipolaires ou cosmopolites, et conservant des apparences très voisines que la convergence augmente encore.

Mais ces éléments sont surtout propres aux faunes subpolaires, plutôt qu'aux populations polaires proprement dites.

L'origine de ces analogies est certainement (principe de la doctrine bipolaire : Pfeffer et Murray) dans une faune universelle plus ou moins uniforme, mais n'ayant pu demeurer telle après l'établissement des climats terrestres ; elle n'a pu résister notamment à la constitution, dans les deux hémisphères, de zones à variations thermiques de grande amplitude, produite par la rencontre des courants chauds et froids, zones oscillant suivant les saisons.

De celles-ci ont été nécessairement éliminées les formes *sténothermes,* repoussées les unes dans les régions polaires, les autres dans la zone tropicale (toutes les trois également à la température peu variable). Elles ont ainsi été séparées en faune tropicale et faunes polaires qui ont évolué depuis, indépendamment ; tandis que les genres *eurythermes* se sont conservés, au N. et au S., dans les deux zones subpolaires.

Mais leur ségrégation a fatalement entraîné leur différenciation et fait que beaucoup d'éléments sont devenus mutuellement représentatifs, à côté d'un petit nombre de formes demeurées identiques (surtout parmi les pélagiques).

Ces faunes marines subpolaires, à formes représentatives, ont pu, par des éléments cédés à leurs faunes polaires respectives, contribuer à donner à ces dernières, certaines analogies apparentes ; et celles-ci ont dû nécessairement frapper plusieurs des premiers explorateurs polaires non naturalistes, tels que Ross, par exemple.

En résumé :

1. Dans la théorie de la Bipolarité, il y a une minime part de vérité.

2. Il n'y a qu'un petit nombre d'espèces bipolaires, réellement identiques au N. et au S., plutôt parmi les pélagiques que parmi les littorales ; et il est vraisemblable que leur bipolarité a des causes diverses.

3. A côté de rares formes bipolaires, il y a un peu plus d'espèces affines ou représentatives : celles-ci sont plutôt subpolaires que polaires proprement dites.

4. L'origine de ces dernières est dans l'établissement des zones marines à grandes variations thermiques, qui a eu pour effet de repousser vers les pôles et vers les tropiques les formes sténothermes et de conserver seulement dans les zones subpolaires, les genres eurythermes de la faune plus ou moins uniforme préexistante.

G. GILSON
Directeur du Musée Royal d'Histoire naturelle
de Bruxelles.

PRODAJUS OSTENDENSIS n. sp.

ÉTUDE MONOGRAPHIQUE

D'UN EPICARIDE PARASITE DU *GASTROSACCUS SPINIFER* GOES [1].

SOMMAIRE

Introduction 21
Détermination du genre.
Différenciation de l'espèce d'avec le *Prodajus Lo Biancoi* BONNIER.
I. — Description du Prodajus Ostendensis adulte 24
1. FEMELLE ADULTE ET GRAVIDE 24
1. *Forme* 24
Métamérisation.
2. *Régions* 28
Céphalothorax. (Céphalon, plus le premier segment péréial).
Péréion.
Pléon.
3. *Appendices* 28
APPENDICES PAIRS 28
a) Appendices préoraux 29
1. *Antennules* A_1.
2. *Antennes* A_2.
b) Appendices périoraux 30
1. *Mandibules Md*.
2. *Maxilles* Mx_1 et Mx_2.
c) Appendices du péréion 30
1. *Gnathopode*.
2. *Péréiopodes*.
3. *Lames ovigères*.
Remarques sur la cavité ovigère.
d) Appendices du pléon 34
APPENDICES IMPAIRS 35
Terminologie.

(1) Avec les planches I et II.

a) Appendices impairs du céphalon 36
1. *Stomosphène.*
2. *Gnathosphène.*
b) Appendices impairs du péréion 37
Péréiosphène ou plaque sternale.
Pléosphène douteux.
4. *Orifices* 38
2. Male adulte 38
Description.
II. Phases du développement postembryonnaire.
Succession de ces phases chez les Dajidés 39
A. Phases larvaires 43
a) 1re larve : Epicaridium achète 43
(Dihexapode, sédentaire).
b) 2e larve : Epicaridium chétophore 43
(Dihexapode, nageuse).
c) 3e larve : Microniscus 45
(Diheptapode, achète ou du moins très pauvre en soies).
d) 4e larve : Cryptoniscium.
(Diheptapode, chétophore, nageuse).
B. Phases postlarvaires 48
a) Femelles jeunes 48
Phases 1, 2, 3, 4 et 5.
b) Mâles jeunes 54
III. — Remarques éthologiques 55
A. Conditions de vie 55
a) Formes du parasite que l'on trouve sur l'hôte 55
b) Position occupée par le parasite 56
Femelles.
Mâles.
Larves.
c) Alimentation 57
d) Conditions de reproduction 59
B. Rapports du parasite avec son hôte 63
a) Il cause un certain dommage au *Gastrosaccus* qui le porte.
b) Il nuit à sa progéniture dans une mesure variable.
C. Un parasite du parasite 66
D. Résumé du « curriculum vitae » d'un *Prodarus* 67
E. Localités. Époques 70
IV. — Systématique 71
V. — Index bibliographique des Épicarides 78
VI. — Explication des planches.

INTRODUCTION

Les matériaux recueillis au cours de l'exploration biologique entreprise par le Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique comprennent une énorme quantité de Schizopodes parmi lesquels le *Gastrosaccus spinifer* Göes est richement représenté. Il nous a paru étrange, au début de cette exploration, de constater que cette espèce, non signalée sur notre côte, y est cependant fort commune et parfois extrêmement abondante, à peu de distance des rivages. La même remarque fut faite au sujet d'un bon nombre d'autres formes et le fait trouve son explication dans l'efficacité de nos méthodes de recherche et dans le grand pouvoir capturant de nos engins, qui seront décrits ailleurs.

Or l'examen de nos captures de *Gastrosaccus* nous a révélé la présence extrêmement fréquente, vers l'automne, d'un volumineux parasite logé dans la cavité incubatrice des femelles (fig. 1, Pl. I.)

Il fut aisé de ranger ce parasite dans le groupe remarquable des Epicarides, crustacés Isopodes dégradés par parasitisme.

La forme presque symétrique des femelles adultes, la constitution spéciale de la poche incubatrice, formée par les parties latérales du corps énormément dilatées, la réduction des lames ovigères, la réduction des péréiopodes, et enfin les caractères de la larve, nous y firent reconnaître aisément aussi la famille des Dajides, telle qu'elle est définie par G. O. Sars.

Le genre fut moins facile à déterminer. C'est avec le *Dajus* (Kröyer) que notre animal présentait le plus de ressemblance et nous étions porté à le considérer comme un genre nouveau, mais très voisin du *Dajus*, lorsque le Rd. M. Norman attira notre attention sur une note de 20 lignes, publiée par J. Bonnier dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, et dans laquelle cet auteur annonce la découverte d'un parasite non décrit, dans la poche incubatrice d'un *Haplostylus Normani* G. O. Sars, pêché près de Capri et provenant de la Station Zoologique de Naples. L'auteur y indique très cursivement quelques caractères qu'il juge suffisants pour justifier la création d'un genre nouveau. C'est principalement la structure du mâle qui le conduit à séparer l'animal des deux formes de *Dajus* décrites jusque-là.

Il assigne à son genre nouveau le nom de *Prodajus* et crée l'espèce *P. Lo Biancoi.*

Notre parasite est fort voisin de cette forme. Il appartient certainement au même genre.

L'espèce nous paraît différente, et pour nous en assurer, nous avons cherché à obtenir en communication le seul exemplaire connu de *Prodajus Lo Biancoi*, qui est celui sur lequel est basée la création du genre. Malheureusement, il n'a pas été possible de retrouver cet exemplaire que le regretté J. Bonnier n'avait pas encore renvoyé à Naples lorsqu'il fut frappé par la maladie qui est venue l'enlever à la science. Les recherches que M. le Prof. Caullery a bien voulu faire parmi les objets laissés par Bonnier sont restées vaines.

Force nous est donc d'attendre de nouvelles captures du parasite de l'*Haplostylus Normani* pour comparer l'espèce du *Gastrosaccus spinifer* avec celle qui est chronologiquement le type du genre.

Cependant, grâce à l'obligeance de M. le prof. Caullery, nous avons sous les yeux une série de croquis exécutés à la chambre claire par J. Bonnier lui-même et portant l'inscription « *Prodajus Lo Biancoi* ».

Ces dessins sont fort élémentaires ; mais malgré leur état d'inachèvement ils complètent quelque peu la description des Comptes Rendus de l'Académie, qui est trop brève et porte sur un trop petit nombre de caractères. Il nous font connaître certaines différences qui indiquent une espèce bien distincte.

Voici l'ensemble de remarques qui nous conduisent à cette dernière conclusion :

I. La différence d'hôte est une indication sérieuse.

Giard et Bonnier considèrent les Epicarides comme des parasites exclusifs, c'est-à-dire n'infestant qu'une seule espèce [1]. Tout en pensant, avec Sars, que cette règle est un peu trop absolue, nous estimons qu'elle s'applique à la grande majorité des formes de ce groupe.

Elle fournit donc une présomption très sérieuse en faveur de notre cas et cela d'autant plus que les deux hôtes non seulement sont

---

[1] Giard et Bonnier. Sur les Epicarides de la famille des Dajidés. *Bull. Sc. d. la France et de la Belgique*, t. 1889 (Cf. Al. loc.)

d'espèce différente, mais appartiennent même à des genres distincts. En outre, ils vivent dans des conditions différentes.

2. La dimension de la femelle adulte indiquée par Bonnier est de 2 millimètres. Or les femelles mûres de notre collection dépassent parfois 3 millimètres.

3. D'après les dessins de Bonnier, la forme des lobes postérieurs du *Prodajus Lo Bianco*i est différente de celle de notre espèce. Dans trois croquis distincts il figure, près de l'extrémité de ces lobes, des appendices qu'il appelle « les premières paires de pléopodes, lames aplaties et charnues. » Il représente toujours ces lames très écartées, leur donne une forme arrondie concavo-convexe, et les détache nettement du lobe qui les porte, par un étranglement basal. Or, dans l'espèce du *Gastrosaccus spinifer*, les lobes postérieurs se terminent par des appendices aigus, à bord interne rectiligne et en continuité directe avec le bord interne des lobes eux-mêmes, fig. 2. Ces appendices ne sont, à aucune phase du développement, séparés du lobe par un étranglement. Ils ne sont jamais concavo-convexe. Leur apparence ne fait nullement songer à des appendices homologues aux membres ou appendices métamériques réglementaires; elles donnent plutôt dès le premier coup-d'œil l'impression d'une saillie pleurale et telle est la signification que nous leur attribuons. Voir plus loin.

Enfin, Bonnier dit que ces lames sont « aplaties et charnues ». Elles ne sont guère aplaties dans notre espèce. Leur base s'épaissit en se continuant avec le lobe latéral et leur forme est plutôt celle d'un coin que d'une lame. De plus, loin d'être charnues, elles se montrent formées de deux lames minces limitant une large cavité remplie d'œufs.

Ceux-ci s'y avancent très loin et ce n'est qu'à peu de distance du bord libre qu'ils s'arrêtent et que la lame paraît formée d'un tissu caverneux réunissant les deux lamelles cuticulaires.

4. Un dessin de Bonnier portant l'indication *Mxp.* — Maxillipède — représente un organe foliacé d'une forme bien différente de celle du maxillipède, ou gnathopode, de notre espèce.

5. De même, le dessin représentant le premier oostégite, ou lame ovigère, lui donne une forme différente, beaucoup plus asymétrique que celle que nous représentons fig. 7 Lov_1.

6. Dans deux dessins, Bonnier figure les uropodes beaucoup plus

courts, plus épais et plus rapprochés l'un de l'autre qu'ils ne le sont dans l'espèce du *Gastrosaccus*.

7. Enfin le mâle dessiné par Bonnier diffère notablement de celui que nous trouvons constamment avec les femelles du *Prodajus* dans la poche incubatrice du *Gastrosaccus*. Il est plus trapu, ses segments sont moins saillants et moins profondément séparés par des sillons intermétamériques. La tête de notre espèce a une forme légèrement différente et le pénis, au lieu d'être droit et transverse, comme le figure Bonnier, est toujours courbé et incurvé vers l'arrière. La segmentation du pléon est nulle chez les individus adultes. Les plis qu'on y aperçoit sont variables et non métamériques.

Bonnier, et son maître Giard, ont toujours fait preuve de trop de précision et d'exactitude de dessin, dans leurs travaux sur les Epicarides, pour que l'on puisse expliquer par des inexactitudes de crayon de telles différences dans des croquis pris à la chambre claire.

Nous considérons donc l'espèce comme nouvelle et nous lui donnons le nom de *Prodajus ostendensis* pour rappeler que c'est à Ostende, centre de nos travaux d'exploration, que les premiers exemplaires furent découverts.

I. Description de l'adulte.

Il nous paraît utile de décrire avec quelques détails la structure externe de ce curieux parasite, parce que les caractères du genre *Prodajus* créé par Bonnier sont trop vaguement indiqués, dans la courte notice qu'il se proposait certainement de compléter.

Nous adopterons, dans cette étude de la morphologie externe du *Prodajus*, l'ordre que nous suivons généralement en dirigeant les travaux pratiques de nos élèves, c'est-à-dire que nous porterons successivement notre attention sur quatre points distincts : la forme (et détails de surface), la division en régions naturelles, les orifices et les appendices.

Un travail ultérieur comprendra l'étude de l'organisation interne.

A. Femelle adulte et gravide.

1. Forme.

La fig. 2 montre que l'animal a un contour ovalaire. Il est fortement bilobé en avant et en arrière. Toutefois les lobes

postérieurs sont un peu moins développés en largeur que les antérieurs et cette différence est plus marquée chez les individus incomplètement mûrs qui sont alors nettement cordiformes. Fig. 34.

La symétrie est ordinairement parfaite.

Cependant il n'est pas rare de constater que l'un des lobes postérieurs, tantôt le droit, tantôt le gauche, est un peu prédominant. Ces sujets sont alors légèrement dissymétriques.

Examinés de profil, les lobes antérieurs montrent sur leur face ventrale, une légère tuméfaction. Fig. 3.

Il n'est point aisé de décrire exactement la déformation subie par le corps de l'Isopode adapté à la vie parasitaire et à la production et la protection d'une masse énorme d'œufs et d'embryons.

Il convient de considérer cette déformation successivement dans la région médiane, puis dans les deux régions latérales.

La partie médiane du corps, comprenant tous les organes axiaux, a subi une forte incurvation qui lui donne la forme d'une nacelle. Fig. 13.

Mais il faut noter que la région tout à fait antérieure échappe à cette incurvation : elle reste plane et continue à diriger sa face antérieure ou ventrale directement en avant. Cette petite région demeurée droite comprend la tête, extrêmement réduite, ainsi que le premier segment postcéphalique portant le gnathopode unique des Isopodes.

C'est donc le céphalothorax qui reste plan et qui continue à regarder en avant. Fig. 2. Tout le reste est fortement incurvé.

Il faut noter qu'en même temps que se produisait cette déformation de la bande médiane, les parties latérales se développaient énormément en se courbant vers la face ventrale, et en marchant l'une vers l'autre, au point de se rencontrer sur la ligne médiane et de former ainsi sur le ventre une vaste cavité incubatrice. Fig. 2.

Ces parties latérales qui se rapprochent au point de se toucher portent sur leur bord les deux lames ovigères postérieures.

Ces lames s'unissent sur la ligne médiane ventrale, et constituent l'appareil obturateur de la vaste caverne incubatrice.

Cependant les parties latérales du corps n'arrivent à réaliser cette fermeture que dans la partie postérieure du péréion et dans la portion tout à fait antérieure du pléon. Au niveau de la tête et des cinq segments antérieurs du péréion, elles demeurent écartées. Fig. 2.

Toute la partie de la face ventrale qui porte les 5 péréiopodes,

reste donc visible sur la face ventrale, tandis que tout le reste, c'est-à-dire les deux derniers segments, énormément développés, du péréion et le premier segment du pléon, sont recouverts et cachés à la vue par les parties latérales, pleurales, de ces trois segments qui forment la cavité incubatrice. Fig. 2.

Mais il faut ajouter à cela que plus tard les parties latérales se renflent énormément, non seulement sur les côtés, mais aussi vers l'avant et vers l'arrière. Il se forme ainsi, par dilatation, trois paires de saillies, ou lobes :

1. Deux lobes ventraux qui débordant la suture d'union, fig. 2, *Slov.* des lames ovigères, finissent par contracter un nouveau contact l'un avec l'autre pour cacher ainsi la dite suture à la vue. Dans sa partie postérieure, fig. 2, *Rlv.* ce contact secondaire est très étroit chez les femelles très gonflées.

2. Deux saillies antérieures qui débordent bientôt la tête et viennent s'unir au-devant d'elle. Fig. 2, *la.*

3. Deux lobes postérieurs moins forts, séparés l'un de l'autre par la partie libre du pléon, fig. 3, *Plv.* dorsalement par rapport aux prolongements pleuraux du premier segment pléral.

Nous pouvons à présent, pour compléter la description de la forme générale de l'animal, expliquer l'aspect que présente la face ventrale dans la fig. 2.

On voit, au milieu, l'aire céphalo-péréiale limitée sur les côtés par les 5 péréiopodes.

C'est la partie antérieure non incurvée du corps. Les appendices céphaliques et péréiaux y occupent une position normale.

Noter qu'il existe entre les deux rangées, droite et gauche, de péréiopodes une dépression profonde, car la cavité incubatrice résulte non seulement du développement des parties latérales, mais encore de l'incurvation des parties axiales.

En avant on aperçoit les antennules, les antennes et le bec contenant les mandibules. Sur les côtés se rangent les cinq paires de péréiopodes. Le milieu est occupé par un pièce impaire, que nous appelons *péréiosphène 1.* à droite et à gauche de laquelle on note deux lames, dont l'interne est le gnathopode et l'externe la première lame ovigère. Voir fig. 6, 7 et 8. *Pér. sph.*

La fig. 13 fera comprendre la disposition générale du corps, en montrant à la fois, les parties qui se trouvent intéressées dans

une coupe longitudinale médiane et quelques autres qui appartiennent aux parties latérales à savoir : le gnathopode *Gn.*, les péréiopodes *Pr. 1 à 6,* et les lames ovigères *L. ov.*

Cette figure explicative n'est que partiellement schématique. Le contour de la partie médiane grisée est la projection de l'objet lui-même dessiné à la chambre claire d'après un individu débarrassé de la masse opaque des œufs.

Elle permettra au lecteur de se faire une bonne idée de la brusque flexion que subit le corps au niveau indiqué F.

Le pléon est un appendice conique bien dégagé. Fig. 9. Il est compris entre les lobes ventraux du sac ovigère qui, en cet endroit, portent une lame marginale assez mince et terminée en pointe dirigée vers l'arrière. Fig. 2 et 3 *Plr.*

La signification de ces pointes est assez énigmatique. Bonnier, se basant surtout sur la disposition des parties chez le *Dajus mysidis* qu'il a décrit en détail avec Giard, appelle hardiment pléopodes ces parties saillantes, telles qu'elles se présentent chez le *P. Lo Biancoi.* Mais, dans notre espèce au moins, il nous paraît évident que ces lames pointues terminales ne sont point des pléopodes. Ce sont simplement les *rebords épimèropleuraux du premier segment pléal*, parties qui, chez les Isopodes, forment si souvent une pointe saillante dirigée en arrière.

Cette manière de voir résulte de l'examen d'un bon nombre de stades, du développement post-embryonnaire des femelles. Elle s'applique à beaucoup d'autres Epicarides. Nous y reviendrons plus loin.

Métamérisation. — Deux régions présentent des sillons de segmentation métamérique : la partie antérieure du péréion et la partie postérieure du pléon

La face dorsale, chez les femelles tout à fait mûres apparaît totalement insegmentée depuis le bord antérieur de la tête jusque vers le milieu du pléon.

La face ventrale est insegmentée aussi sur toute la région incurvée, qui s'étend depuis le 2e segment du pléon jusqu'au 6e segment péréial (5e péréiopode).

Au delà, en avant, la segmentation est légèrement indiquée à la base des péréiopodes par les petites saillies pleurales des segments auxquels ils appartiennent, fig. 2.

En arrière, sur le pléon, on trouve 4 métamères indiqués par 4 sillons ventraux, mais la face dorsale n'en montre que trois. La limite du premier segment pléal d'avec le dernier segment péréial n'est pas indiquée sur la face ventrale.

2. **Régions.**

L'étude de la forme compliquée du *Prodajus* nous a déjà conduit à parler des diverses régions. Résumons encore ce que nous avons dit de l'état dans lequel chacune se trouve.

1. *Céphalothorax.* — C'est la région de fusion antérieure, extrêmement courte et réduite. Elle est formée par la soudure d'un seul segment péréial, portant un gnathopode, avec la tête. Sa face antérieure ou ventrale regarde en avant. Fig. 32 et 33, au-dessus des péréiopodes.

2. *Péréion.* — Sa partie antérieure portant les 5 paires de péréiopodes, n'est pas incurvée. Ses côtés sont segmentés métamériquement, à la base des appendices.

Au contraire, sa partie postérieure, dépourvue d'appendices et non segmentée, est fortement incurvée. L'union de ces deux parties se fait au point F de la fig. 13. On voit donc que la partie postérieure, qui s'étend jusqu'au pléon, est énormément plus développée que la partie antérieure. Celle-ci comprend pourtant trois métamères de plus. Le tronçon le plus volumineux du corps est celui qui correspond aux deux derniers segments du péréion et au premier segment pléal. Ce sont aussi les parties latérales de ces trois segments qui jouent le plus grand rôle dans la formation du sac ovigère.

3. *Pléon.* — Il est conique et bien détaché. Seul le premier segment, très dilaté, est fusionné et fournit la partie postérieure de la cavité incubatrice.

3. **Appendices.**

I. Appendices pairs. — Tous sont dans un état de réduction plus prononcé encore que chez le *Dajus.* Les lames ovigères surtout sont peu développées et jouent un rôle encore bien moindre dans la formation de la cavité incubatrice.

Leur étude, et, du reste, celle de tous les appendices, est fort laborieuse et exige des dissections extrêmement délicates.

a) Appendices préoraux.

Pour bien voir ces minimes organes et en étudier la structure, il est nécessaire d'employer un système grossissant assez fort, tel que l'ob. D et l'oc. 2 de Zeiss. Or, l'emploi de ce grossissement nécessite l'élimination de toutes les portions opaques de la région. Il faut donc commencer par isoler, sous un microscope à dissection, la plaque céphalo-péréiale de toutes les parties environnantes, latérales et médianes; puis, en vue de se débarrasser des péréiopodes, il faut sectionner la partie latérale de cette plaque elle-même entre l'antenne et le premier péréiopode, le plus près possible de celui-ci afin de ne pas léser l'antenne elle-même.

Cela étant fait des deux côtés, on aperçoit l'antenne et l'antennule se projetant sur le champ du microscope, si l'on a soin de maintenir la pièce dans une position favorable. Fig. 6.

1. *Antennules* A_1.

Elles sont réduites à deux tubercules arrondis que l'on voit en A_1 dans les fig. 2, 6, 8 et 34. Au sommet de ces tubercules, on aperçoit une très légère protubérance, à peine saillante. Leur base, sur le côté externe, porte un court appendice bi-articulé, très difficile à voir, et qui représente vraisemblablement la branche latérale ou exopodite de l'antennule typique des Crustacés.

Cet appendice rudimentaire n'est pas signalé par Giard et Bonnier chez le *Dajus* qui cependant présente une antennule moins réduite que le *Prodajus*. Nous ne le trouvons figuré, ou même signalé, dans le groupe des Epicarides que — par les mêmes auteurs — chez l'*Entione Kossmanni* et le *Probopyrus ascendens* et par Fraisse chez le *Cryptoniscus curvatus*.

2. *Antennes* A_2.

Elles sont situées immédiatement en dehors des antennules et ne sont guère plus faciles à découvrir. Fig. 2, 6, 8 et 34. A_2.

Cependant elles sont moins réduites. Ce sont des pointes effilées, formées de 4 articles, dont le basal est beaucoup plus gros que les précédents. Nous n'y découvrons aucun appendice représentant l'exopodite.

b) Appendices Périoraux.

1. *Mandibules Md.*

Ces appendices forment à eux seuls toute l'armature buccale. Ils se présentent comme deux stylets aigus, que l'on trouve parfois réunis de façon à former une pointe unique. D'autres fois, au contraire, ils sont fixés en état d'écartement et bien distincts l'une de l'autre. Fig. 2, 6 et 8. *Md.*

Ils sont logés entre deux appendices impairs, aplatis en forme de lamelle et dont l'antérieur est une sorte de labrum, tandis que le postérieur forme une lèvre inférieure. Giard et Bonnier appellent cette dernière *hypostome*.

On voit que l'armature de la bouche est extrêmement faible. Elle se réduit aux deux stylets mandibulaires. Ceux-ci ne peuvent servir qu'à percer la mince cuticule ventrale du *Gastrosaccus*. Il est vrai que la moindre piqûre pratiquée dans cette membrane met à la disposition du parasite toute la masse du liquide hémocœlique de son hôte.

2. *Maxilles* Mx_1 et Mx_2.

S'il existe des rudiments de maxille, il semble qu'ils doivent se trouver en arrière des mandibules, à l'intérieur du bec aplati formé par les deux plaques buccales. Nos efforts pour les y découvrir ont été vains. Peut-être la méthode des coupes microscopiques en révèlera-t-elle l'existence. Toutefois, nous signalons plus loin des rudiments d'appendices voisins du gnathopode et dont la signification reste énigmatique. L'hypothèse de leur signification maxillaire n'est pas absolument à rejeter. Fig. 29. *Mx?*

c) Appendices du Péréion.

1. *Gnathopode Gn.*

On attribue au péréion, chez les Isopodes, le segment qui suit celui de la 2e maxille. Il est fusionné avec la tête et porte un court appendice qu'on a appelé gnathopode parce qu'il est généralement adjuvant des pièces buccales proprement dites.

Chez le *Prodajus*, cet appendice n'est pas au service de la bouche, qui est extrêmement réduite, mais bien à celui de la cavité incubatrice qui est, en même temps, respiratoire, ainsi que le font remarquer Giard et Bonnier à propos du *Dajus* et d'autres

Epicarides. Les fig. 7 et 8 montrent qu'il est développé en une lame mince, foliacée, que l'on trouve appliquée contre la face interne de la place sternale.

La fig. 7 *Gn.* en représente la forme et montre que son attache ne se fait que sur une faible partie de la longueur de son bord. A ce niveau l'on voit un faisceau de fibres musculaires qui pénètre dans l'intérieur même de la lame.

2. *Péréiopodes* P_1 à P_5.

Ils sont au nombre de 5 et présentent tous la même structure. On peut y compter 6 articles ; le basal est très réduit. Le pénultième ou propodite est renflé. Le terminal est une griffe qui en se fléchissant s'applique contre le propodite dans une légère encoche. Cette griffe est très faible et, à en juger par les dessins de Giard et Bonnier, plus courte que chez le *Dajus*. Du reste, les péréiopodes comme aussi la plaque céphalothoracique elle-même, paraissent être moins développés que dans le genre dont ces auteurs ont refait la description.

3. *Lames ovigères ou oostégites. L. ov.*

Les lames ovigères sont très réduites, bien moins développées que chez le *Dajus*. Elles sont au nombre de 5, mais l'une d'elles, la deuxième, est fortement atrophiée et représentée par un vestige si minime qu'il est très difficile de le distinguer, chez l'adulte.

Les 3 lames postérieures 3, 4 et 5, sont disposées régulièrement comme les feuillets d'un livre. Les deux dernières courent de la base des péréiopodes vers l'arrière, en longeant le bord des parties latérales du corps recourbées vers la ligne médiane pour former le sac ovigère. Les deux dernières deviennent graduellement plus étroites vers l'arrière et s'arrêtent au niveau du premier segment du pléon. Fig. 7 et 12, *L. ov.* 4 et 5. La troisième est au contraire courte et arrondie. Fig. 7 et 34, *L. ov.* 3. L'étude d'une série de coupes nous apprend que la 4e s'étend moins loin vers l'arrière à gauche qu'à droite.

La lame 2 est réduite à une faible crête difficile à découvrir au-devant de la 3e. Elle est indiquée en *L. ov.* 2 dans la fig. 13.

Enfin, la première est notablement développée, comme c'est le cas chez le *Dajus* et chez d'autres Epicarides.

Les fig. 7 et 8 la montrent en *L. ov.* 1. Dans la fig. 7 elle est

dessinée, à gauche, dans sa position naturelle, tandis qu'à droite elle en est écartée afin de mieux montrer sa forme. On voit que cette forme est assez compliquée. Elle comprend d'abord une partie basale triangulaire, par laquelle elle s'insère sous le péréiosphène triangulaire, en dehors de la pièce *gnp.* qui n'est autre que le gnathopode. En dehors, cette lame basale se divise en deux lamelles arrondies et divergentes dont l'union forme une sorte de calice aplati. La lame externe est entamée par une profonde échancrure ; elle est donc bilobée. (Voir l'explication de la fig. 7).

La partie gauche de la figure montre que le gnathopode s'applique étroitement sur les faces latérales du péréiosphène 1 et qu'il y est complètement recouvert par la lame triangulaire qui forme la face supérieure de cette pièce impaire. Il est donc caché.

La lame ovigère au contraire, au lieu de s'engager en dessous du péréiosphène, se place de façon à recouvrir le bord de la lame triangulaire par le bord de sa lame interne, non bilobée ; sa lame externe, bilobée, s'engage sous la série des parties basales des péréiopodes.

Remarque sur la cavité ovigère. — On voit que les lames ovigères sont plus réduites encore que chez le *Dajus*. L'antérieure ne peut servir que de valvule, la deuxième est réduite à un vestige microscopique, la troisième est un petit lobe très court, les deux dernières ne sont que d'étroites languettes marginales.

La cavité ovigère est formée presque entièrement par les parties latérales épiméro-pleurales des segments du péréion, qui se sont énormément développées et dilatées en forme de sac. Les lames ovigères 4 et 5 ne servent plus qu'à maintenir en contact les bords des deux sacs latéraux et à assurer l'obturation de la cavité à certains temps du mécanisme respiratoire.

La fig. 8, qui appartient à un animal encore incomplètement développé, montre plus bas que le péréiosphène 1 *Pér. sph.* un orifice étroit (partie sombre). Cet orifice, chez la femelle tout à fait mûre, se réduit à presque rien, par suite du développement de toutes les pièces qui l'entourent. L'eau de respiration ne peut alors pénétrer dans la cavité que grâce à un léger déplacement des gnathopodes et des lames antérieures, et peut être aussi du péréiosphène triangulaire.

Il est probable que cette eau y pénètre sous l'impulsion que lui donnent les gnathopodes, fig. 7 *Gn.* Les lames ovigères, *Lov.* 1, semblent jouer surtout un rôle valvulaire.

La fig. 9 fait voir l'orifice postérieur de cette cavité. Il est compris entre le bout postérieur des lames ovigères 5 et le pléon. On voit qu'il est gardé à la fois par le bout libre de ces lames et par les tubercules impairs du pléon, de façon que, dans les circonstances ordinaires, les œufs ne peuvent s'échapper entraînés par le courant respiratoire sortant.

Les tubercules impairs du pléon paraissent devoir jouer un rôle important dans ce mécanisme d'obturation et c'est là, probablement, la raison du grand développement de ces singulières productions. En s'abaissant ou se relevant, le pléon peut les appliquer sur l'orifice et le fermer, ou bien les en éloigner et l'ouvrir.

Nous ferons remarquer que nous ne donnons cette interprétation des phénomènes de la respiration du *Prodajus* que comme vraisemblable. Nous n'apportons aucune observation physiologique comme preuve de ce que nous déduisons de la disposition anatomique des organes. Giard et Bonnier n'en apportent pas davantage en décrivant ce que doit être selon eux le mécanisme de la respiration chez le *Dajus*. Ajoutons que cette conception de Bonnier, que nous appliquons au *Prodajus* en lui laissant son caractère purement interprétatif, suppose que le courant respiratoire du *Gastrosaccus* parcourt d'arrière en avant la cavité branchiale et aussi la cavité incubatrice. Ceci n'est pas démontré, que nous sachions, chez les Schizopodes. Bohn n'a pas traité ce groupe dans son important travail sur les mécanismes respiratoires des Crustacés [1].

Il est cependant vraisemblable que le courant suit, au moins, par intermittences, cette direction. Mais la question réclame des recherches et des observations positives et il serait intéressant de les entreprendre, car c'est peut-être la direction du courant respiratoire de son hôte qui conduit la femelle du *Prodajus* à se placer la tête dirigée vers l'arrière du *Gastrosaccus*, c'est-à-dire de façon à ce que l'eau doive parcourir sa propre cavité d'avant en arrière. Il y aurait lieu de rechercher si le courant est postéro-antérieur chez le *Gastrosaccus*, même pendant que l'animal se déplace vivement vers l'avant, mouvement qui semble devoir favoriser au contraire un courant respiratoire antéro-postérieur.

---

[1] Bohn. Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés décapodes. *Bull. Sc. de la France et de la Belgique*. T. XXXVI, 1901.

d) Appendices du pléon.

Nous avons dit plus haut que Bonnier appelle pléopodes chez le *Dajus* des lames aplaties et charnues entre lesquelles on trouve souvent le mâle, et que ces lames nous paraissent être non des pléopodes, mais les portions pleurales saillantes du premier segment pléal.

Mais n'existe-t-il aucune production représentant dans cette région les appendices segmentaires?

Examinons séparément les six segments du pléon. Fig. 9 et 29 à 32.

Le sixième segment, terminal, porte deux appendices assez allongés qui sont indubitablement des pléopodes (uropodes). Ils sont formés d'une seule pièce.

En avant de ce segment terminal on distingue les segments 5 et 4 qui sont bien séparés tant sur la face dorsale que sur la face ventrale.

Le cinquième porte pour tout appendice un léger bourrelet médian qui cependant présente parfois en son milieu un vestige de sillon. Fig. 9.

Le quatrième porte un bourrelet beaucoup plus saillant et très légèrement bilobé.

Après cela viennent les trois segments antérieurs qui ne sont indiqués que sur la face ventrale. Le troisième qui se présente comme un coin engagé entre le quatrième et le deuxième porte un très volumineux bourrelet, nettement divisé en deux lobes par un sillon médian.

Enfin les segments 2 et 1 qui sont complètement fusionnés portent chacun une saillie impaire conique, beaucoup plus étroite que celle du troisième et moins nettement bilobée.

La signification morphologique de tous ces appendices n'est pas absolument évidente. Leur position médiane et la forme simple, non bilobée des deux antérieurs tend à les faire ranger parmi les appendices impairs qui peuvent apparaître sur la ligne ventrale chez les Arthropodes et que nous appelons les *hyposphènes*.

D'autre part, leur ressemblance avec les tubercules, pairs mais très voisins l'un de l'autre et bilobés, que porte le pléon du *Dajus* d'après les dessins de Giard et Bonnier [1] tendrait plutôt à les faire considérer comme des pléopodes rudimentaires.

---

[1] Giard et Bonnier. Sur les Epicarides de la famille des Dajides. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*. T. 18.

Il est à remarquer que les appendices pléaux du *Prodajus* adulte sont des productions toutes nouvelles et non pas des pléopodes larvaires modifiés. Ceux-ci ont disparu dans la phase postlarvaire, fig. 26, 27 et 30, pendant laquelle le pléon est absolument dépourvu d'appendices.

D'après les dessins de Sars [1] la même chose se produit chez le *Dajus*, où les bourrelets bilobés de l'adulte se présentent cependant bien comme des appendices pairs. Malgré leur position médiane et leur forme simple, les tubercules du pléon du *Prodajus* pourraient donc représenter des vestiges très altérés de pléopodes qui se seraient fortement rapprochés et même fusionnés, par suite de l'amincissement de la région pléale.

Mais, — comme chez le *Dajus* — ce seraient des pléopodes de deuxième formation et non des restes des pléopodes primitifs de la larve.

La question de la signification morphologique de ces appendices réclame des recherches comparatives.

Remarques. — S'il se démontrait que les tubercules des segments du pléon, même ceux qui sont devenus impairs sans trace de division en deux, sont des pléopodes, cela établirait mieux encore que les prolongements pairs du premier segment pléal, fig. 2, 3, 29 à 34, *Plr.* c'est-à-dire les pléopodes de Bonnier, ne sont pas les membres pléaux, mais bien des prolongements marginaux de la région épimérophleurale. Disons toutefois que, pour notre part, nous pensons que cette signification est bien établie et n'a pas besoin de cette confirmation supplémentaire.

II. Appendices impairs. — *Terminologie.* — Au cours de recherches poursuivies depuis plusieurs années sur les Crustacés et particulièrement sur les Cumacés, les Schizopodes et les Décapodes, nous avons éprouvé le besoin de disposer d'une dénomination uniforme pour désigner les productions plus ou moins saillantes que l'on peut trouver sur la ligne médiane ventrale du corps des Arthropodes.

La forme de ces productions est aussi variable que leur fonction ; mais elles sont fréquemment coniques ou en forme de coin. C'est pourquoi nous proposons de les désigner toutes par des termes possédant la désinence *sphène, sphenium* (de σφην, coin).

---

[1] G. O. Sars. An account of the Crustacea of Norway, pl. 94.

Le terme *hyposphène* [1] — *hyposphenium* — pourrait servir à désigner tous ces appendices en général sans spécifier autre chose que leur situation médiane et ventrale.

D'autres termes spéciaux indiqueraient la région à laquelle appartiennent les divers hyposphènes, ou même, en cas de besoin, spécifieraient plus exactement encore leur situation.

Ainsi l'on pourrait appeler *cephalosphenium*, *perciosphenium*, *pleosphenium* les hyposphènes ou pièces impaires ventrales, portées par les segments des trois régions principales et désigner chacune de ces pièces par le numéro d'ordre du segment auquel elle appartient.

D'autres termes pourraient être appliqués à diverses productions spéciales à certains segments

Ainsi :

Rhynchosphenium désignerait le rostre proprement dit, qui serait ainsi nettement distingué des autres productions, non ventrales ni terminales, mais dorsales, qui se présentent parfois comme un rostre véritable et qu'on pourrait appeler épirostres.

Le stomosphenium serait la saillie postorale comprise entre les maxilles.

L'urosphenium serait l'appendice postanal (Cumacés, etc....)

Une étude comparative des productions impaires ventrales des Arthropodes en général est à faire, car ces productions ont été jusqu'ici très négligées des morphologistes. Elle serait facilitée par l'adoption de ces vocables supprimant toute équivoque au sujet de la signification morphologique d'organes très répandus et très variés.

a) Appendices impairs du Céphalon.

Chez le *Prodajus*, cette région ne porte que deux appendices impairs : l'un est préoral, c'est le stomosphenium ; l'autre postoral, recevra le nom de gnathosphenium.

---

[1] Nous avons appliqué le même terme à la pièce impaire de l'arc viscéral des Vertébrés. (Voir Gilson, Manuel d'Ostéologie comparée.) Mais cela ne constitue nullement un inconvénient. L'absence d'homologie entre ces deux productions propres à des types aussi éloignés l'un de l'autre que les Arthropodes et les Vertébrés est trop évidente pour prêter à confusion, et d'autre part, la similitude de la position qu'elles y affectent constitue plutôt un avantage mnémotechnique.

1. *Stomosphène.*

C'est, chez le *Prodajus,* une lame en forme d'écaille, mince, translucide et arrondie sur son bord antérieur. fig. 6.

2. *Gnathosphène.*

C'est une lame de forme très semblable à celle du stomosphenium. Elle est transparente et laisse apercevoir sous elle les stylets mandibulaires : GIARD et BONNIER l'appellent hypostome.

b) APPENDICES IMPAIRS DU PÉRÉION.

3. *Péréiosphène 1 ou plaque sternale.*

Un seul appendice impair est à signaler. C'est la production remarquable que GIARD et BONNIER appellent « pièce triangulaire » et SARS « plaque sternale. »

Elle est figurée par SARS chez le *Dajus mysidis* et par GIARD et BONNIER chez le *Dajus,* le *Notophryxus* et l'*Aspidophryxus.*

Pour nous, cette plaque est *le péréiosphène n° 1.* Elle appartient au premier segment péréial qui porte comme appendice pair le gnathopode unique des Isopodes. Fig. 7, 8, 13. *Pér. sph.*

C'est une lame triangulaire courbe portant sur sa face supérieure une crête solide, par laquelle elle s'attache à la face ventrale du segment. Si l'on considère l'animal comme désincurvé, et sa région céphalothoracique comme redressée, la pointe du triangle est alors dirigée en avant. Mais comme elle occupe la partie médiane, fortement incurvée, du péréion (voir la fig. 13), on trouve que, dans la position naturelle des parties, cette pointe est dirigée au contraire vers l'arrière pour l'observateur qui examine la face antérieure de l'animal. Ainsi la fig. 8 montre en *Pér. sph.* la pointe de la plaque, apparaissant entre les lames gnathopodales et ovigères. L'orientation est la même dans la fig. 7. Mais il faut songer que le triangle est renversé par suite de l'incurvation de la région au point de présenter dorsalement sa face ventrale, à l'intérieur de la cavité ovigère. Fig. 13.

Le péréiosphène I porte deux appendices volumineux formant deux cornes qui dépassent fortement les deux angles postérieurs de la plaque triangulaire. Fig. 7. *Cor.* Ces cornes sont partiellement recouvertes par la plaque. Elles sont insérées sur la forte carène par laquelle cette dernière est rattachée au segment mais qui n'est pas visible dans la figure.

Nous ne trouvons mentionnée dans les auteurs aucune production semblable à ces cornes chez les Epicarides, et nous pensons que si elles existaient chez le *P. Le Blowei*, BOOKER les aurait figurées et mentionnées.

Il n'existe aucun appendice médian sur les segments situés en arrière du premier segment péréial, sauf les tubercules arrondis des cinq derniers articles du pléon dont nous avons indiqué plus haut la nature douteuse.

Rappelons qu'il y a lieu de rechercher s'ils sont de simples pléosphènes ou bien s'ils représentent des pléopodes rudimentaires.

4. *Orifices.*

L'orifice buccal, extrêmement étroit, est compris entre le stomosphène et le gnathosphène formant un bec aplati. Il est bordé par les deux mandibules styliformes.

L'orifice anal est tout au bout du pléon, presque entre les points d'insertion des uropodes. Fig. 34.

Les orifices génitaux de la femelle n'ont pu être découverts. Il n'est pas certain qu'ils existent à aucun âge du développement. La sortie des œufs paraît s'opérer par déhiscence de la paroi du corps fortement dilatée par la masse des œufs mûrs. Ce point sera élucidé par des recherches ultérieures, en même temps que diverses questions d'anatomie interne et de développement.

B. MALE ADULTE.

Les fig. 37 et 38 le montrent de face et de profil. Il est toujours fortement courbé sur lui-même. Les segments péréiaux sont très marqués et séparés par de profonds sillons. Leurs saillies pleurales sont très accentuées.

Le pléon, très allongé, est mince et insegmenté chez les individus tout à fait adultes.

Les antennules sont peu développées. Fig. 39 et 40. A_1. Elles ont la forme ramassée et élargie que la partie basale de cet appendice présente souvent chez les Epicarides. La fig. 40 montre qu'elles sont bilobées. Le petit lobe porte deux épines et le grand en possède quatre.

Les antennes sont filiformes et plus fortes que chez les femelles. Elles comprennent 6 articles. Le quatrième est un peu plus long que les précédents.

Les mandibules sont un peu plus robustes et moins aiguës que chez la femelle. Elles sont comprises également dans une sorte de bec formé par le stomosphène et le gnathosphène aplatis. Fig. 40.

Les maxilles sont atrophiées, comme chez la femelle. Peut-être sont-elles représentées par deux faibles tubercules que nous avons notés, une fois, en arrière de l'appareil buccal ? Fig. 39.

Les gnathopodes qui chez la femelle jouent un rôle important dans le mécanisme respiratoire, sont également atrophiés. Deux petits lobes bien nets, que l'on trouve toujours l'un près de l'autre, un peu en avant de l'insertion du premier péréiopode, les représentent peut-être. Fig. 39 *Gn*.

Sur le péréion on trouve 7 paires d'appendices à 6 articles. Le dernier article ou dactyle est un crochet pointu et recourbé. Il fait pince en se rabattant sur le propodite qui porte une petite encoche. Fig. 39.

Le premier péréiopode est plus petit que les autres et s'applique constamment contre la face inférieure du céphalothorax. Il est assez difficile à isoler.

Le pléon est très long et absolument insegmenté chez l'adulte. Il porte deux uropodes assez allongés. Fig. 37 et 38. *Ur*.

En outre, on voit sur la face ventrale le pénis incurvé vers l'arrière. C'est probablement un pléosphène. Comme le fait remarquer Bonnier [1] au sujet du *P. Lo Bianco*i. la structure impaire de cet organe et sa position sur la partie postérieure du pléon sont des particularités tout à fait anormales dans le groupe des Isopodes.

La disparition de la segmentation du pléon et la suppression des 5 premiers pléopodes constituent des caractères régressifs du mâle.

II. Phases du développement post-embryonnaire.

Succession de ces phases chez les Dajides.

On peut dire que l'évolution post-larvaire des Epicarides n'a cessé d'être fort imparfaitement comprise qu'à la suite de l'importante découverte, due à Sars, de la signification du *Microniscus*, forme remarquable d'Isopode qui se rencontre dans les pêches planktoniques, fixée sur des Copépodes Calanoides.

---

(1) J. Bonnier. Comptes rendus 1903, p. 102.

Sars a reconnu, que le *Microniscus* dérive d'une autre forme d'Isopode qu'il trouvait également fixée sur des Copépodes et qui présentait, peu modifiée, la structure des larves bien connues des Bopyrides. En outre il a constaté qu'à la suite d'une mue le *Microniscus* se transforme en une autre forme larvaire également connue chez les Cryptoniscides.

Ces observations ont jeté une vive lumière sur la question de l'évolution post-embryonnaire des Epicarides et de la signification des *Microniscus*.

On ne peut plus aujourd'hui considérer ces derniers comme constituant un genre autonome d'Epicaride passant au moins une phase de sa vie sur les Copépodes. Les *Microniscus* que l'on trouve sur les Calanoides sont des formes larvaires appartenant à différents Epicarides.

Ces conclusions ont été confirmées par les recherches de Caullery [1]. Ce zoologiste a observé sur un Calanoide une larve épicaridienne plus jeune que celle que Sars a signalée sur un *Pseudocalanus elongatus*. En outre M. Caullery a pu constater expérimentalement que les larves extraites de la femelle du *Portunion Kossmanni* se fixent sur les Copépodes avec lesquels on les met en rapport *in vitro*.

Elles choisissent même parmi les Copépodes mis à leur disposition certaines espèces à l'exclusion des autres.

Dans son travail sur les Liriopsidés, M. Caullery émet l'opinion que l'évolution d'un Epicaride peut se résumer dans les cinq phases suivantes :

1. Incubation dans l'organisme maternel.
2. Larve épicaridienne.
3. Phase Microniscienne parasite sur les Copépodes pélagiques.
4. Larve Cryptoniscienne libre. Mâle chez les *Cryptoniscinae*.
5. Parasitisme et métamorphose sur l'hôte définitif.

Ses recherches ultérieures n'ont fait que le confirmer dans cette conception du cycle vital de ces animaux. Bien plus, elles le conduisent à l'étendre au groupe entier des Epicarides. Aussi, dans une

---

[1] Voir M. Caullery. Sur les phases du développement des Epicarides. Vérification expérimentale de la nature des Microniscides. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. 7 octobre 1907.

lettre pleine d'utiles indications qu'il a bien voulu nous écrire, s'exprime-t-il comme suit : « Je crois que la succession des phases » que j'indique (voir plus haut) est absolument sûre maintenant, et » absolument générale ».

Telle est donc actuellement, au sujet des *Microniscus* la manière de voir de l'École de Giard qui est considérée à juste titre, comme la principale autorité en matière d'Epicarides.

Ces données acquises par nos devanciers, jointes à l'étude des riches matériaux que nous possédons, nous permettent d'exposer la succession des phases larvaires et post-larvaires du *Prodajus Ostendensis* en un tableau qui est entièrement conforme à celui de Caullery. Nous le faisons suivre de quelques remarques au sujet de certains termes que nous proposons pour la facilité du langage.

I. Phase larvaire, progressive.

a) *Formes dihexapodes.* — 1. Première larve *Epicaridium*. Fig. 10. Dans la poche ovigère de la femelle.

2. Deuxième larve *Epicaridium*. Fig. 11. Libre en mer, puis fixée à un hôte inconnu (peut-être un Copépode).

b) *Formes diheptapodes.* — 3. Larve *Microniscus*. Fixée sur cet hôte.

4. Larve *Cryptoniscium*. Fig. 16. Libre, puis fixée par sa ventouse buccale sur le *Gastrosaccus* et enfin pénétrant dans la poche incubatrice de ce Schizopode.

II. Phase post-larvaire, régressive.

Femelle.

1. Forme dihexapode Fig. 25 et 26 } Régression du péréion et du pléon.
2. Formes dipentapodes Fig. 29 }
3. Adulte dipentapode.

Mâle.

1. Forme diheptapode Fig. 35 et 36 Régression du pléon.
2. Adulte diheptapode Fig. 37 et 38.

Remarques et terminologie.

1. Bonnier appelle « larve épicaridienne » la première phase post-embryonnaire. Ce terme est utile et doit être conservé. Nous

croyons simplement le rendre plus commode encore en le latinisant pour en faire un substantif parce qu'il est plus court de dire « l'*Epicaridium* » que « la larve Epicaridienne » et parce que ce terme peut ainsi être employé sans altération dans toutes les langues. Cependant nous ne nous interdisons pas l'usage du terme français.

2. Il paraît aussi justifié de latiniser le terme «larve cryptoniscienne » et d'en faire le « *Cryptoniscium* ». (*Cryptoniscus* pourrait prêter à confusion).

3. Les trois premières formes larvaires qui se succèdent paraissent correspondre aux trois stades que Schiödte et Meinert [1] ont décrits chez les Aegides et les Cymothoides.

Les deux premières n'ont que 6 paires de péréiopodes ; la troisième en a 7.

D'autre part, la forme adulte n'en possède que 5 paires.

Il serait commode de désigner les divers états dans lesquels on trouve la série des péréiopodes par des termes permettant d'éviter les circonlocutions.

C'est pourquoi nous proposons les termes *diheptapode*, *dihexapode* et *dipentapode*, pour désigner les stades possédant respectivement 7, 6 et 5 paires de péréiopodes.

On pourrait dire aussi *dodécapode*, *dodécatétrapode*, *décapode*, mais nous préférons les termes *dihexapode*, *diheptapode* et *dipentapode* qui indiquent le nombre des appendices de chaque série latérale, non seulement pour des raisons d'euphonie, mais encore parce que le terme décapode pourrait entraîner la notion erronée de l'homologie des cinq paires de péréiopodes de nos larves avec celles des Crustacés décapodes, auxquelles elles ne correspondent pas numériquement.

Nous tenons à dire qu'en créant ces expressions nous entendons proposer des qualificatifs généraux, convenant aux Épicarides, mais pouvant aussi s'appliquer à tous les cas analogues. Ainsi, notre intention n'est nullement de remplacer par l'adjectif « dihexapode » le terme « larve épicaridienne » proposé par Bonnier et adopté par Caullery. Ce terme implique l'existence d'une série de caractères et ne convient qu'à un groupe d'Isopodes, tandis que les trois nouveaux qualificatifs que nous proposons n'expriment qu'une seule

---

[1] Schiödte und Meinert. Symbolae ad monographiam Cymothoarum Crust. Isop. *Naturhist. Tidsskrift.* 3 S. 12-Bd. 1879-83.

donnée : le nombre de péréiopodes ; mais ils peuvent s'appliquer à toutes les formes d'Arthropodes possédant le caractère qu'ils indiquent.

A. Phases larvaires.

a) 1re *Larve : Epicaridium achète.*
Dihexapode, sédentaire.

Cette première forme ne se montre que dans la cavité incubatrice du *Prodajus*. Elle n'en sort pas avant d'avoir subi la mue qui la fait passer à la forme suivante. Cependant elle est déjà douée de motilité. Lorsqu'on extrait ces jeunes larves vivantes de la poche maternelle, on les voit agiter leurs membres assez paresseusement.

La fig. 10 représente un spécimen que nous avons choisi parmi les plus avancés pour mettre sous les yeux du lecteur le fait de la mue qui doit les transformer en larve chétophore. Si l'on examine les antennules A_1, les antennes A_2 et les uropodes *urop*, on remarque que les extrémités de ces appendices portent déjà des soies rudimentaires. Elles annoncent la fin de la première phase.

Ces soies sont enfermées dans un étui cuticulaire qui n'est autre que la cuticule exuviale destinée à être éliminée lors de la prochaine mue qui est imminente. A part cette particularité, l'animal présente le même aspect qu'au début de cette phase achète. On remarquera la forte incurvation de la partie antérieure du corps qui donne à cette région la forme d'un casque.

Les six péréiopodes sont déjà bien constitués et le premier $Pr._1$ qui est situé hors de la série et plus en dedans, a déjà pris la forme d'un croc robuste et court.

Les pléopodes sont formés, mais encore assez courts. Noter que dans la fig. 10, à gauche, l'indication P_5 est fautive. Il faudrait Pl_5 (pléopode 5.) Voir fig. 12.

b) 2e *Larve : Epicaridium chétophore.*
Dihexapode, nageuse.

Les fig. 11 et 12 représentent l'animal après la mue indiquée comme prochaine dans la fig. 10.

Ce stade correspond à la deuxième larve des Aegides et Cymothoides.

La forme générale est la même qu'au stade précédent mais les appendices portent de longues soies. La paire antérieure de péréiopodes s'est placée plus près de la ligne médiane et montre des crochets aigus, portés par un propodite trapu et tournés l'un vis-à-vis de l'autre.

Les cinq autres péréiopodes sont plus allongés, mais encore dirigés obliquement, vers l'intérieur.

Ils se terminent par un crochet aigu, un peu plus grêle que celui de la première paire.

Le septième péréiopode manque encore, comme chez les *Cymothoa* et les *Aega*.

Il n'y a que quatre pléopodes parfaits. Ils sont uniramés, mais terminés par deux longues soies qui en font les organes natatoires principaux de la larve. On les voit mieux dans la fig. 12 qui représente le pléon d'un individu que l'on a coupé en deux pour mettre en évidence ces appendices ordinairement cachés par les péréiopodes, sur les vues de face.

Le cinquième pléopode est rudimentaire et représenté par un fort bourgeon dépourvu de soies. Fig. 12. Pl. 5.

Le pléopode terminal ou uropode est robuste et terminé aussi par de longues soies.

On voit que si ces deux larves ont un péréiopode de plus que la femelle adulte, elles ont un pléopode de moins.

Le pléon se termine par une sorte de stylet que Sars figure sur la larve du *Dajus mysidis*, mais sans indiquer sa signification. C'est le tube anal, qui peut s'ouvrir à son sommet et nous avons vu, sous une légère pression exercée sur le porte-objet, s'en échapper des granules. On y voit aboutir l'intestin. Fig. 12.

Cette deuxième larve épicaridienne est un petit animal très vif.

C'est en vain que nous avons cherché à découvrir un œil chez ces deux premières formes larvaires.

Nous n'avons trouvé l'Epicaridium chétophore que dans la poche ovigère du *Prodajus* lui-même ou bien nageant à côté de la femelle, dans la poche incubatrice du *Gastrosaccus*.

Nous nous proposons d'instituer sur ces larves des expériences semblables à celles de Caullery, afin de déterminer si leur hôte est bien un Copépode et à quelle espèce il appartient.

c) 3e *larve : Microniscus.*

(Probablement *diheptapode et achète* ou du moins pauvre en soies).

Cette forme ne nous est pas connue d'une manière certaine. Nous la mentionnons ici parce qu'il est très vraisemblable, sinon démontré, qu'elle existe. Mais nous ne l'avons pas vue et nous ignorons sur quel animal elle vit.

Les échantillons de plankton prélevés en même temps qu'étaient faites les pêches de fond les plus riches en *Prodajus*, nous ont fourni quelques *Microniscus* détachés de leur hôte.

Rien ne nous dit que ces *Microniscus* sont ceux du *Prodajus*. Leur taille nous paraît même un peu forte en proportion de celle des nombreuses larves cryptoniscienne que nous possédons de notre espèce.

Il y a lieu de noter que les Copépodes étaient fort peu abondants dans ces pêches.

Quoi qu'il en soit, l'analogie nous permet de penser que les *Microniscus* du *Prodajus* sont, comme tous les autres, dépourvus de soies ou du moins qu'ils en sont très pauvres.

Parmi les *Microniscus* trouvés dans nos échantillons de plankton, nous en remarquons deux qui sont près de muer comme ceux dont parle Sars. Une cuticule exuviale déjà soulevée montre, au bout des appendices pléaux et surtout des uropodes, de petites soies rudimentaires indiquant le début d'une nouvelle phase chétophore : la phase cryptoniscienne. C'est une nouvelle confirmation de l'importante observation du savant de Christiania.

d) 4e *larve : Cryptoniscium.*

Diheptapode, chétophore, nageuse.

La fig. 16 fait voir le cryptoniscium du *Prodajus Ostendensis* tel que nous le trouvons abondamment dans la poche incubatrice du *Gastrosaccus*.

Il est toujours diheptapode et le septième péréiopode est plus développé que les précédents.

Cette larve présente tous les caractères assignés par Hansen aux larves de la famille des Dajides, à savoir :

a) Elle porte une ventouse buccale circulaire et pédonculée. Fig. 16, 17, 23, 24, 25 et 35.

Examinée de face cette ventouse montre une légère échancrure sur le bord de son disque interne. Fig. 17 B. En arrière du pédoncule on aperçoit, mais assez peu distinctement, deux minces stylets divergents vers l'arrière. Ce sont les mandibules. Nous n'en avons jamais vu la pointe faire saillie au fond du disque adhésif, fait que Bonnier a observé chez l'*Aspidophryxus frontalis* (1), et qui a son importance, car il indique que l'animal peut se nourrir du sang de son hôte, même à l'époque où son orifice buccal est muni d'un disque adhésif. Nous nous étions demandé si ces stylets difficiles à distinguer étaient autre chose que des rudiments des mandibules destinés à fonctionner après la chute du disque. Mais l'observation de Bonnier nous conduit à penser qu'ils sont complètement développés et capables de fonctionner dès ce stade chez le *Prodajus* comme chez l'*Aspidophryxus*.

b) L'article basal des antennules est large et porte un long prolongement mucroné dirigé vers l'arrière. Noter que cet article porte en outre trois autres piquants plus courts dont l'un est visible devant le grand piquant, dans la fig. 17. A.

Ce grand piquant est mobile et peut être dirigé presque directement en avant. C'est dans cette position qu'il est représenté fig. 17. A.

Mais le plus souvent il est rabattu contre la face ventrale. En outre cet article basal porte 3 soies assez longues et d'autres plus petites.

Nous trouvons, dans nos objets, l'antennule diversement développée. Parfois les soies sont introuvables. Nous n'avons pu décider si ces variations tiennent à l'âge de la larve ou bien si elles dépendent du sexe.

c) L'extrémité, semi-chélée, de la première paire de péréiopodes est différente de celle de la seconde paire. Le dactyle est plus court et le propodite plus renflé. Fig. 18, premier péréiopode et fig. 19, troisième péréiopode.

d) L'avant-dernier article de la septième paire de péréiopodes diffère aussi de celui des précédents : il porte trois groupes de fortes soies faisant opposition au dactyle recourbé. Fig. 20.

---

(1) Bonnier. Contribution à l'étude des Epicarides. *Travaux de la Station zoologique de Wimereux*. Paris, 1900.

e) Quant aux uropodes, ils sont presque d'égale longueur, pas tout à fait : la branche externe est un peu plus courte que l'interne. L'égalité des deux branches, indiquée par HANSEN (Die Aeste der Uropoden gleich lang) est donc un caractère qui doit être accepté « cum grano salis ».

Les caractères indiqués par HANSEN pour ses spécimens planktoniques appartenant, selon lui, à la famille des Dajides sont donc pleinement confirmés par l'étude de larves qui sont indubitablement celles du *Prodajus Ostendensis.*

Ajoutons que la fusion du premier d'entre les sept segments du péréion qui portent des pattes, avec la tête, est un caractère assigné par H. RICHARDSON au mâle des Dajides. Il appartient donc également à la larve Cryptoniscienne du *Prodajus*.

On se rappellera que cette région antérieure n'est pas la tête typique des Crustacés, mais la tête fusionnée avec le premier des huit segments du péréion, c'est-à-dire avec le segment dont l'appendice réglementaire, chez les Isopodes, est un gnathopode.

Un très léger sillon indique encore, chez le Cryptoniscium, la limite postérieure du premier segment fusionné avec la tête, d'avec le deuxième qui porte le premier péréiopode de dimension réduite.

Les yeux de ce Cryptoniscium sont assez développés. Ce sont deux amas de pigment noir contenant jusqu'à 15 lentilles sphéroidales.

La fig. 16 représente la larve de profil, avec sa ventouse buccale, ses six pléopodes (y compris les uropodes) et six paires seulement de péréiopodes dont la dernière est plus longue que les autres. La première paire, appartenant au segment antérieur du péréion, fusionné avec la région antérieure, est cachée sous la tête ; elle n'est pas souvent visible sur un profil.

La fig. 17 montre mieux la ventouse, le piquant et les soies de l'antennule, l'antenne, l'œil et le bord denté de la partie pleurale du segment péréial fusionné.

La larve Cryptoniscium grandit notablement après la mue qui le fait naître du *Microniscus.*

La fig. 23, faite à la même échelle que la fig. 16, montre un individu plus âgé et plus grand. A cette taille les larves portent souvent des indices d'une mue imminente qui va constituer leur premier pas dans la voie de la métamorphose. Le pléon se montre souvent un peu rétracté à l'intérieur d'une gaîne cuticulaire (voir fig. 25 et 35) et l'œil présente un changement qui est nettement

précurseur de la première mue métamorphique : il s'est allongé en une traînée noire s'amincissant vers l'arrière. (Fig. 23 et 24).

Ces quatre formes larvaires peuvent être appelées *progressives*, parce qu'elle représentent autant d'étapes de la marche régulière du développement des Isopodes. Notons toutefois que le Microniscus, redevenu achète parce qu'il est sédentaire, est déjà légèrement régressif.

C'est après la quatrième étape que se manifestent deux phénomènes remarquables : la différenciation des sexes et la régression définitive, très caractérisée surtout chez la femelle mais bien nette aussi chez le mâle.

B. Phases postlarvaires.

a) Femelles jeunes.

1re phase. Mue du Cryptoniscium.

Dihexapode, achète.

Antennules, antennes et mandibules. Fig. 25, 26, 27, 28.

A la suite d'une mue, la larve Cryptoniscium se transforme en un animal plus renflé, à pléon plus grêle et sans pléopodes, à part les uropodes.

La fig. 25 montre un Cryptoniscium en pleine mue. La partie moyenne est déjà dépouillée de sa cuticule exuviale, tandis que les deux extrémités y sont encore enfermées.

Le dernier segment péréial, visible dans la partie moyenne, se montre déjà dépourvu d'appendices. L'animal est donc redevenu dihexapode. Aussi peut-on affirmer que c'est une femelle, puisque le mâle reste toujours diheptapode.

Le pléon est encore entouré d'une enveloppe cuticulaire transparente, portant les gaines des pléopodes et des uropodes. A l'intérieur de cette enveloppe on aperçoit les segments pléaux opaques et sans appendices. Les pléopodes sont supprimés, à part les uropodes.

En avant, dans la région céphalo-péréiale, l'exuvation n'est pas terminée, toute la partie antérieure du péréion et la tête tout entière sont encore enfermées dans l'étui cuticulaire. Celui-ci porte encore la ventouse buccale discoide.

La fig. 26 représente de profil une femelle récemment dégagée de sa cuticule exuviale.

On voit qu'elle est entièrement achète.

La partie antérieure a perdu sa ventouse ; celle-ci est remplacée par le bec aplati de l'adulte formé par le stomosphène et le gnathosphène enserrant deux mandibules styliformes. (Voir fig. 28). Les antennules sont réduites à de minimes tubercules et les antennes à de cours filaments.

La tête paraît raccourcie et réduite à un simple rebord portant les appendices oraux et préoraux.

La péréion comprend sept métamères dont les 6 antérieurs portent des appendices. Le premier métamère est fusionné en avant comme chez les Cryptoniscium.

Puis vient le pléon dépourvu d'appendices sauf les uropodes. Ceux-ci sont plus larges, plus courts et plus mous que ceux de la larve Cryptoniscium ; ils sont dépourvus de soies.

Dans la fig. 27 on a dessiné une larve du même âge vue de dos.

On y aperçoit, sur la face dorsale, quatre taches de pigment noir, restes en voie de disparition des yeux de la phase précédente : la traînée de la fig. 24 se découpe en deux et l'animal possède généralement à ce stade quatre taches oculaires comme le mâle. Cependant ces organes sont destinés à disparaître, et on les trouve dès ce stade dans un état assez variable.

Ainsi, au moment de la mue, le Cryptoniscium femelle devient dihexapode. C'est-à-dire qu'il perd la septième paire de péréiopodes, celle-là même qui apparaît la dernière, au stade microniscien, et dont la structure diffère un peu de celle des autres. L'existence de ce septième péréiopode est donc très éphémère ; elle caractérise les stades Microniscus et Cryptoniscium. Ce dernier représente le degré d'organisation le plus élevé qu'atteignent, dans le sexe femelle, ces Isopodes dégradés. La régression commence immédiatement après le stade Cryptoniscium. Elle est attestée dès la mue du Cryptoniscium par un retour à la disposition dihexapode de la larve pélagique prémicroniscienne.

Cependant il arrive parfois que la septième paire de péréiopodes persiste après la mue qui termine la phase Cryptoniscienne.

Nous avons représenté fig. 27 un cas de cette persistance accidentelle que nous avons constatée plusieurs fois. Mais la rencontre plus fréquente d'individus déjà dihexapodes bien qu'encore en mue ou venant de muer, nous fait regarder la suppression du péréiopode 7 au moment même de la mue comme le cas normal.

La fig. 28 représente un individu un peu plus âgé. Il a grandi, mais il est encore dihexapode et n'a guère évolué. Sa face ventrale cependant présente, en dedans des deux séries de péréiopodes, deux légères crêtes latérales qui manquaient précédemment.

2e Phase. — Dipentapode. — Gnathopode et péréiosphène 1. — Appendice pleural du premier segment pléal. Fig. 29 et 30. *Plr.*

Un stade ultérieur est représenté fig. 29.

L'animal a notablement évolué : il est devenu dipentapode comme l'adulte. La sixième paire de péréiopodes a disparu. Elle a cependant laissé une trace, sur l'avant-dernier segment du péréion, sous la forme d'un léger tubercule. Fig. 29. P_6 *Rud.*

En outre le bord pleural du premier segment du pléon représente un prolongement qui n'est autre que celui que l'on trouve, si développé, chez l'adulte à droite et à gauche de la ligne médiane ventrale tout en arrière. Fig. 29. *Plr.*

Des organes nouveaux ont fait leur apparition sur la face ventrale de la région céphalothoracique : deux tubercules s'aperçoivent en arrière des organes buccaux. Ce sont les gnathopodes de l'adulte. Fig. 29. *Gn.*

De plus un tubercule impair s'est formé entre les deux premiers, c'est la première ébauche du péréiosphène 1, ou pièce triangulaire de Giard et Bonnier, qui va, plus tard, prendre un grand développement. Nous n'avons pas figuré de face la région du céphalothorax, en vue de montrer ces rudiments, parce que leur aspect et leur disposition sont les mêmes que dans la fig. 30 qui représente un état un peu plus avancé.

Nous avons annexé à la fig. 29 un petit dessin qui représente une particularité déjà visible à ce stade. C'est un faible tubercule que l'on remarque au-devant des gnathopodes. Fig. 29 *Mx?* Ces rudiments sont assez difficiles à voir. Cependant nous les avons parfaitement distingués sur trois individus. Ils sont très fugaces. On les aperçoit encore au stade de la fig. 30. Mais plus tard ils disparaissent sans laisser de trace.

Au sujet de leur signification morphologique, on ne peut que faire une hypothèse : ils représentent peut-être une des deux paires de maxilles. Ce point ne pourra s'élucider que par des études comparatives portant sur des espèces où ces organes seraient persistants.

Enfin le pléon, dont la face antérieure était, au stade précédent, parfaitement unie, porte maintenant sur chacun des cinq segments antérieurs un léger tubercule, ébauche de ceux que l'on y trouve chez l'adulte.

La fig. 30 montre de face, un individu un peu plus avancé : son pléon est devenu plus étroit et les tubercules antérieurs sont légèrement plus développés. Les lobes pleuraux *Plr.* sont un peu plus saillants. En avant le gnathopode, le péréiosphène 1 et les deux tubercules rudimentaires sont un peu plus volumineux.

Mais en outre, il présente la particularité anormale d'être encore dihexapode, alors que les individus plus jeunes tels que celui de la fig. 29 sont normalement dipentapodes. Il possède encore le sixième péréiopode. Mais la situation de cet appendice, un peu en arrière de la série, et sa forme différente de celle des autres péréiopodes annoncent sa prochaine atrophie.

Nous avons noté cette persistance à plusieurs reprises.

Ces variations aberrantes dans le processus régressif de la suppression des deux derniers péréiopodes indique clairement que cette suppression est une modification récente de l'organisme de ces formes devenues parasites. Les cas de retard dans l'atrophie normale, sont encore fréquents ; ils montrent que l'hérédité n'a pas complètement perdu ses droits.

3e Phase. — Apparition de la poche ovigère mais pas de lames ovigères. Fig. 31.

Bientôt après le stade des fig. 29 et 30, la cavité incubatrice fait son apparition. Les parties latérales des segments postérieurs du péréion et des deux premiers segments du pléon se développent considérablement et se bombent latéralement, de manière à limiter une large cavité préventrale. Ces parties latérales perdent en même temps leurs sillons de métamérisation. Les prolongements *Plr* gagnent aussi un peu en volume.

Au stade de la fig. 31 qui correspond à un état déjà assez avancé de cette phase, il n'existe encore aucune trace des lames ovigères.

4e Phase. — Développement de la cavité ovigère. — Apparition des lames ovigères. Fig. 32 et 33.

Le stade suivant, fig. 32, présente plusieurs particularités nouvelles :

a) La jeune femelle a gagné considérablemen' en longueur et en largeur. Les parties axiales ont presque atteint les dimensions qu'elles ont chez l'adulte. Elles n'ont plus de modifications essentielles à subir.

b) La cavité incubatrice s'est énormément dilatée. Cependant son entrée est largement ouverte et ses bords sont encore très éloignés l'un de l'autre.

Noter que, si les parties axiales ont à peu près les dimensions de l'adulte, la poche incubatrice au contraire doit encore s'accroître au point de décupler son volume actuel.

c) Les lames ovigères ont fait leur apparition. Les antérieures *l. ov. 1* se sont formées dès une époque peu postérieure au stade de la fig. 31. Elles ont au début la forme de tubercules arrondis puis elles s'aplatissent en lames, forme que présentent aussi alors, les gnathopodes. Les lames ovigères antérieures présentent déjà un bord inférieur bilobé indiquant la formation des deux lamelles divergentes signalées précédemment. Fig. 32, *l. ov. 1*.

L'armature buccale est encore dirigée normalement en avant, bien que l'incurvation de la face dorsale soit déjà très accentuée.

Nous trouvons souvent, à ce stade, le ventre fortement dilaté, comme si un liquide remplissait et distendait l'enveloppe cuticulaire de toute la région moyenne du corps. L'étude des coupes microtomiques montrera si cette disposition est normale ou si elle est un effet de l'action des réactifs.

Les deux lames ovigères postérieures existent déjà à cette époque.

La fig. 32 n'en montre que la dernière, en *l. ov. 5*. Pour voir l'autre, il faut incliner l'animal sur le côté et regarder sous la dernière lame. L'une et l'autre s'allongent sous forme de bande le long du bord libre des parois de la cavité incubatrice. En avant elles se rattachent à la base du péréiopode du métamère auquel elles appartiennent.

d) Les pointes pleurales du premier segment pléal sont devenues très saillantes vers l'arrière. Fig. 32. *Plr.*

e) L'incurvation de la face dorsale du corps est bien caractérisée et une gibbosité apparaît déjà au-devant du rebord antérieur de la tête. Fig. 32. Ce rebord est fortement infléchi et l'appareil buccal pointe dès à présent non plus vers l'avant, mais presque directement sur la face ventrale.

∩ L'examen du profil représenté fig. 33 nous apprend que la segmentation n'est encore que faiblement altérée dans les parties axiales. Toutefois, on ne compte déjà plus, sur la face dorsale du péréion, que six segments. L'antérieur s'est confondu avec la petite région de fusion céphalothoracique, ce qui rappelle la structure de la région au stade Cryptoniscium.

Les faces latérales dilatées pour former le sac ovigère ont, au contraire, perdu toute trace de métamérisation.

Sur le pléon, les appendices impairs de la face ventrale présentent, sur les segments 2 et 3, l'aspect de gros tubercules très saillants. Celui du premier segment a fait son apparition, mais il est encore très petit et n'est pas indiqué dans la figure.

5e Phase. — Apparition des lobes antérieurs de la poche ovigère : Rétrécissement de l'entrée de cette cavité. Fig. 34.

La fig. 34 nous fait voir l'animal grandi et fortement dilaté. On voit que les parties latérales commencent à présenter en avant une saillie en forme d'épaule, première ébauche de l'énorme lobe antérieur du sac ovigère de l'adulte. Fig. 2 *la*. L'entrée de la cavité incubatrice, quoique encore largement ouverte, est cependant déjà notablement rétrécie. Elle nous montre nettement sur son bord les trois lames ovigères postérieures. Fig. 34. lam. *ov. 3*, *4 et 5*. La troisième, interne, est courte et arrondie. Elle conserve cette forme chez l'adulte. Voir fig. 7, *l. ov. 3*. C'est à cet âge que nous sommes parvenus à découvrir un rudiment de la deuxième *L. ov. 2*.

Ultérieurement, l'animal ne subira plus guère qu'une forte augmentation de volume, due au développement énorme de la cavité incubatrice et non à la croissance des parties axiales du corps ; la région médiane limitée par les deux séries de péréiopodes n'est guère plus étendue chez l'adulte qu'au stade de la fig. 34.

Si l'on compare la fig. 32 à la fig. 34, on remarque que la portion médiane du corps est proportionnellement moins longue dans la seconde que dans la première. Cependant la seconde est plus avancée en développement. Cette apparence est due à l'incurvation qui est, au stade de la fig. 34, beaucoup plus accentuée qu'au précédent, fig. 32. Tenir compte de la différence de grossissement.

Les bords de la cavité incubatrice encore très distants l'un de l'autre, à ce stade, se rapprocheront ultérieurement et les rebords formés par les lames ovigères postérieures s'engréneront alors entre

eux, pour fermer exactement l'entrée de la cavité. Cependant, en avant, dans la région des péréiopodes, il persistera une ouverture qui permettra sans doute à l'eau de respiration de pénétrer dans la cavité et de baigner les œufs qui la remplissent, et nous avons vu qu'en arrière il persiste aussi, au delà du bout postérieur des lames ovigères, un petit orifice qui est gardé par le pléon et ses tubérosités impaires. Fig. 9. *Or. pos. cav. vv.*

L'état adulte constitue une 6e phase caractérisée par la fermeture de la cavité ovigère Fig. 2.

Remarque.

La série des phases que nous venons de décrire nous apprend que le développement des parois de la cavité incubatrice précède la période de grand accroissement de l'ovaire. Ultérieurement, lorsque la large entrée ventrale sera fermée, la paroi du sac incubateur sera fortement distendue par l'énorme accroissement en volume que subira la gonade. Mais, la formation de ces lames et leur développement jusqu'au moment de leur rencontre sur la ligne médiane, sont des phénomènes de croissance indépendants de la dilatation de l'ovaire. S'il est permis de dire que la cavité incubatrice se dilate énormément plus tard, sous l'action de la masse des œufs dont le volume va croissant, il doit être bien entendu que la première augmentation de volume que subit cette cavité précède sa fermeture et constitue un phénomène de développement qui n'a rien de passif.

b) Mâles jeunes.

On arrive, si l'on dispose d'un matériel abondant, à surprendre des larves des deux sexes pendant la mue. Celle qui est représentée fig. 35 est un mâle, dont la cuticule exuviale a déjà sauté, dans la partie moyenne. Il n'en reste, comme chez la femelle en mue de la fig. 25, que les parties terminales antérieure et postérieure. La ventouse buccale existe encore.

On y reconnaît un mâle à la présence de sept péréiopodes et à l'aspect général du corps.

La fig. 36 est un mâle un peu plus avancé. Le pléon est entièrement dégagé de la cuticule exuviale et présente la structure caractéristique du sexe. Il est long, grêle, dépourvu de pléopodes ordinaires, mais terminé par deux longs uropodes. D'autre part, il présente deux caractères d'inachèvement : il est nettement segmenté

et ne porte sur le cinquième segment qu'un tubercule pénial encore très court.

La mue paraît s'achever plus tardivement dans la partie antérieure du corps. Nous avons trouvé, à diverses reprises cette partie encore contenue dans la cuticule exuviale alors que le pléon en était déjà dépouillé.

Remarque.

Giard et Bonnier critiquent l'assertion de Hoek qui signale chez le mâle du *Dajus mysidis* une ventouse buccale. Cette critique ne s'explique pas bien, car d'après les figures de Hoek il est clair que l'unique mâle qu'il a observé, fixé à la femelle, était incomplètement développé.

C'était une larve de mâle. Les dessins le montrent surabondamment. C'est ce qu'il eût fallu signaler. Il n'y a aucune opposition entre la description de Hoek qui attribue une ventouse à un mâle larvaire et celle de Giard et Bonnier qui ont eu sous les yeux un mâle adulte, dépourvu de cet appendice.

III. — Remarques éthologiques.

I. Conditions de vie.

a) Formes diverses du parasite que l'on observe sur l'hôte.

La femelle et le mâle adultes vivent dans la poche incubatrice du *Gastrosaccus spinifer* Goes.

Leurs deux premières larves dihexapodes, Epicaridium achète et Epicaridium chétophore, n'ont pas été observées sur leur hôte.

Il en est de même pour la troisième larve, le *Microniscus*, première forme diheptapode des Epicarides.

Au contraire, la larve Cryptoniscium, diheptapode aussi, se rencontre abondamment dans la poche incubatrice du *Gastrosaccus*.

On trouve aussi dans cette poche de nombreux stades du développement post-larvaire du mâle et de la femelle.

Ce serait une erreur que de penser que la poche incubatrice du *Gastrosaccus* n'est jamais habitée que par un couple, mâle et femelle, du *Prodajus*. Ce cas est même et de loin, le plus rare. A côté d'une femelle moyennement développée, on trouve à peu près toujours (à l'arrière-saison) plusieurs larves Cryptoniscium, et

diverses femelles plus jeunes, ainsi que des mâles. Fig. 4. Nous avons compté jusqu'à 15 individus sur un même hôte, dont 1 femelle adulte, 3 jeunes femelles aux stades des fig. 28 et 30, 8 mâles et 3 Cryptoniscium.

A côté d'une femelle adulte, on ne trouve jamais que de petites femelles beaucoup plus jeunes. Il est probable que la femelle la plus avancée expulse les autres, dès qu'elles atteignent des dimensions gênantes.

b) Position occupée par le parasite.

1. La femelle adulte est toujours orientée de la même façon dans la poche ovigère : le pléon est dirigé vers la tête du Schizopode et la région buccale est tournée vers la face ventrale du premier segment pléal de l'hôte. Noter que la région buccale du *Prodajus* n'est pas terminale, mais presque médiane. Aussi dans la fig. 2 les lobes antérieurs de la poche ovigère s'avancent-ils seuls jusqu'au niveau du deuxième segment pléal du *Gastrosaccus*. La bouche reste au niveau du premier.

La femelle est maintenue dans cette position par les lames qui forment les parois de la poche de l'hôte. Elle remplit cette cavité aussi complétement que le fait la masse des embryons du Schizopode. Fig. 1 et 4. Cependant elle s'accroche aussi à la cuticule ventrale à l'aide des péréiopodes.

Elle n'est pas complétement immobile : nous avons vu des femelles en place se contracter, se déformer, assez lentement, et se mouvoir de façon à montrer que leur région buccale ne restait pas fixée à demeure sur le même point de la cuticule ventrale.

2. Les mâles peuvent se rencontrer en tous les points de la poche du *Gastrosaccus*, que celle-ci soit vide ou remplie d'embryons, ou enfin occupée par une femelle adulte de *Prodajus*.

Très souvent on remarque un mâle fixé sur la région du pléon de la femelle, dans des positions variées. Fig. 3 et 34. On en trouve parfois deux, l'un près de l'autre dans cette situation.

Mais on peut les trouver aussi fixés en d'autres points du corps et même dans la région céphalique, entre les lobes antérieurs.

Ils s'engagent aussi dans la poche ovigère des femelles. Nous en avons extrait jusqu'à cinq d'une même poche. C'est surtout dans le jeune âge des femelles qu'ils y pénètrent facilement, alors que la poche est encore largement ouverte. Nous reviendrons sur ces faits

plus loin. Notons encore que l'on trouve fréquemment des mâles fixés à la région pléale de très jeunes femelles dont la poche ovigère n'est qu'ébauchée, c'est-à-dire, même avant le stade de la fig. 32.

Quant aux larves Cryptoniscium, on les trouve partout, entre la femelle et la paroi de la cavité incubatrice. Cependant elles sont parfois fixées au corps de la femelle comme les mâles et à diverses reprises nous les y avons observées sur la région pléale dans la position dans laquelle on observe fréquemment le mâle adulte.

C'est dans cette dernière position que Hoek a figuré le jeune mâle du *Dajus mysidis*, encore muni d'une ventouse et qui, par conséquent, devait encore muer. Nous avons observé plusieurs fois le même fait. Il nous paraît clair que, chez le *Dajus* comme chez le *Prodajus*, ce cas doit être accidentel, car la ventouse n'est qu'un organe de fixation larvaire, qui n'est plus indispensable à l'animal lorsqu'il est parvenu dans la poche incubatrice. Il la perd à la mue, en même temps que ses mandibules deviennent plus fortes. Celles-ci doivent lui servir à se procurer sa nourriture qui est le sang du *Gastrosaccus*.

Il paraît donc certain que le mâle jeune passe toujours quelque temps dans la poche du *Gastrosaccus*, sans rapport avec la femelle et qu'il s'y nourrit, tandis que ses gonades se développent. Il ne gagne normalement la femelle que lorsqu'il est complètement adulte.

Il nous est arrivé de découvrir des larves Cryptoniscium engagées profondément sous le bouclier du Schizopode, dans la partie supérieure de l'espace branchial. Un mâle portait même deux Cryptoniscium dans cette position. C'étaient de jeunes larves fraîchement arrivées à bord du *Gastrosaccus* et qui n'en connaissant pas les détours s'étaient fourvoyées sous le bouclier au lieu de se glisser sous les lames épiméro-pleurales si caractéristiques du genre, puis sous les oostégites. Ajoutons, que nous avons aussi retiré de la partie supérieure et antérieure de l'espace branchial du Schizopode une jeune femelle d'une taille déjà bien supérieure à celle du Cryptoniscium et parvenue au stade de la fig. 28.

c) Alimentation.

Il est hors de doute que le *Prodajus* se nourrit aux dépens du sang du *Gastrosaccus* et non pas en dévorant les œufs et les embryons qui remplissent la cavité incubatrice. Le simple examen

de son armature buccale conduit à cette conclusion : ses mandibules aiguës et styliformes ne peuvent servir qu'à percer et non à mordre.

Au surplus, en vue d'établir la chose par des faits, nous avons examiné la cuticule ventrale du premier segment du pléon du *Gastrosaccus*, c'est-à-dire de celui auquel s'applique la région céphalothoracique de la femelle adulte du *Prodajus*.

Nous avons trouvé constamment cette lame intacte chez les individus ne portant pas de parasite. Au contraire, chez ceux qui portent une femelle, on la trouve toujours perforée d'une série de punctures, les unes arrondies, les autres allongées, suivant que le stylet formé par les deux mandibules y a pénétré normalement ou obliquement. La fig. 5 représente ces perforations dans un cas où le parasite était une femelle adulte. Les pertuis y sont entourés d'une auréole qui fixe assez fortement les matières colorantes (éosine).

Lorsque la femelle est jeune et de petite dimension on trouve ces perforations moins nombreuses et plus petites.

La multiplicité des punctures indique bien que la femelle ne se fixe pas définitivement au même point de la paroi cuticulaire. Elle peut se déplacer et faire des piqûres successives en des points divers du même segment.

Les mâles étant munis de la même armature buccale que les femelles, il est naturel d'admettre qu'ils se nourrissent de la même façon aussi longtemps qu'ils ne sont pas fixés sur une femelle, et il est probable qu'ils cessent de se nourrir dès qu'ils sont arrivés à cette phase de leur existence, à moins qu'ils ne se mettent alors à absorber le sang de la femelle elle-même et ne deviennent ainsi réellement parasites sur elle.

Nous ne savons rien de l'alimentation des *Epicaridium* ni des *Microniscus*. Quant au *Cryptoniscium* il est probable qu'il se nourrit déjà à l'époque où il est encore muni de son disque buccal, puisque Bonnier a vu, chez un autre Dajide, les mandibules styliformes engagées dans le pédoncule et saillantes au milieu de ce disque.

Une autre remarque indique que ces larves se nourrissent : c'est le fait que celles que l'on surprend en mue ou donnant des indices d'exuviation sont toujours plus grandes que les autres. Comparez les fig. 16 et 23. Si elles grandissent, il est vraisemblable qu'elles se nourrissent.

d) Conditions de reproduction.

Préciser des points à étudier c'est souvent faire un pas dans la voie du progrès. Nous indiquerons donc, en même temps que les données dès maintenant acquises, quelques questions qui se posent au sujet de la reproduction du *Prodajus*.

1. *L'hypothèse de l'hermaphrodisme avec protandrie ne peut être faite ici.* On sait que ce cas existe chez les Cymothoides (BULLAR) et que CAULLERY et MESNIL [1] l'ont mis hors de doute chez certains Epicarides.

Les mâles du *Prodajus* ne se transforment pas en femelles. Celles-ci dérivent des larves Cryptoniscium et se trouvent différenciées d'avec les mâles dès la mue post-Cryptoniscienne. Fig. 25 et 35.

2. *Quel est le nombre des œufs?*

Nous avons compté ceux d'une femelle de moyenne taille : il était de 2.015. Les femelles notablement plus volumineuses ne sont pas rares. On peut donc admettre que le nombre moyen est aux environs de 2.000 à 2.500.

3. *Où se fait la fécondation?*

A voir le mâle cramponné sur la région pléale, on se fait aisément l'opinion que la fécondation doit s'opérer dans la poche ovigère après la mise en liberté des œufs.

Ce serait une fécondation externe, comme celle de beaucoup de Crustacés; et, il semble indiqué aussi que l'orifice postérieur de la cavité ovigère fig. 9. *or. post. cav. ov.* est la voie par laquelle le mâle introduit dans cette cavité le liquide spermatique.

Cependant le fait, relaté plus haut, de la présence fréquente de mâles dans l'intérieur même de la cavité ovigère, avait éveillé notre attention. Malgré la fréquence de l'observation d'un ou de deux mâles sur la région pléale, nous nous disions qu'il pourrait bien arriver qu'un mâle engagé dans la poche encore largement ouverte d'une jeune femelle, s'y laisse enfermer et féconde plus tard, dans cette position, les œufs tombés de l'ovaire.

Des coupes furent donc pratiquées dans une série de femelles

---

(1) CAULLERY et MESNIL. Sur la morphologie et l'évolution d'un Epicaride parasite des Balanes *C. R. Ac. Paris* 1899. — CAULLERY. Recherches sur les Liriopsidés. *Mitth. Zool. St. Neapel.* 18 Bd. 1908.

moyennement avancées. L'une de ces femelles contenait quatre mâles.

Deux d'entre ceux-ci étaient logés dans la cavité ovigère elle-même, ce qui n'était pas de nature à nous surprendre. Mais nous fûmes grandement étonnés de constater que les deux autres avaient pénétré dans le corps lui-même, et s'étaient logés en plein dans la cavité viscérale, entre les masses ovariques, que leur contour compénétrait fortement. Ces masses étaient formées d'œufs moyennement développés.

Au-devant de la face ventrale de chacun des deux mâles gisait une masse de liquide spermatique coagulé, dans laquelle on reconnaissait parfaitement d'innombrables corpuscules fortement colorés par l'hématoxyline au fer et qui n'étaient autres que les parties chromatiques des spermatozoïdes.

Ces deux mâles étaient enfermés dans la partie antérieure de la cavité ovigère dont les lobes latéraux n'avaient pas encore formé les saillies antérieures qu'on leur voit avancer au delà de la région céphalique chez la femelle mûre.

Ils étaient donc logés derrière la région fortement ployée sur elle-même qui porte, sur sa face antérieure, les péréiopodes et sur sa face postérieure le péréiosphène triangulaire, les gnathopodes et les lames ovigères antérieures. Ils occupaient à peu près les points marqués par des croix dans la fig. 13, mais dans un sujet déjà bien déformé par le grand développement de l'ovaire.

La paroi du corps est parfaitement reconnaissable, en dehors de ces deux mâles. Aussi l'examen de ces coupes ne laisse-t-il aucune place au doute : ces deux mâles mûrs ont bien pénétré dans la cavité pseudocœlique de la femelle ; ils y sont en contact intime avec l'ovaire et ils y ont, l'un et l'autre, déversé leur sperme. Les deux autres mâles sont contenus dans la cavité ovigère. Toutefois l'un d'eux, placé sur le côté droit, a déjà réussi à engager son extrémité pléale dans la cavité périviscérale par une ouverture qui paraît être une déchirure, plutôt qu'un orifice génital. On constate également une certaine quantité de sperme au voisinage de cette extrémité, dans l'intérieur du corps. L'autre mâle, situé sur la ligne médiane, est encore tout entier dans la cavité ovigère et l'on ne trouve pas de sperme près de lui.

Ces faits sont extrêmement intéressants. Ils tendraient à faire concevoir comme sur les phénomènes de fécondation du *Prodajus* :

1. Les mâles peuvent pénétrer dans la poche ovigère des femelles jeunes ;

2. Ils peuvent aussi traverser la paroi antérieure de l'abdomen et s'engager entre les ovaires déjà très volumineux.

3. Dans ces conditions ils peuvent déverser leur sperme dans cette cavité au voisinage des œufs et sur eux.

Ces conclusions ne sont que la stricte expression des faits constatés dans notre série de coupes et qui ne peuvent être mis en doute.

Cependant nous nous garderons d'affirmer sans la moindre dubitation, qu'elles exposent le tableau exact des phénomènes normaux de la fécondation, et voici la raison de cette restriction qui peut paraître étrange après l'affirmation catégorique des faits qui nous occupent : c'est que la femelle en question n'était pas dans un état normal. Elle était infestée d'une Microsporidie que nous avons observée assez fréquemment, à l'arrière-saison, dans notre *Prodajus*, et dont nous disons un mot plus loin. Ces organismes étaient déjà très répandus dans la jeune femelle contenant ces mâles, dont nous parlons. Ils avaient envahi presque toute la paroi du corps et beaucoup d'appendices. Cependant l'ovaire en était encore presque indemne.

La présence de ce parasite nous fait considérer comme sage d'attendre de nouvelles observations avant d'affirmer que le mâle du *Prodajus* pénètre dans le corps de la femelle pour féconder les œufs ovariques et qu'il y vit pendant quelque temps, comme endoparasite. Les résultats des recherches qui se poursuivent actuellement dans notre laboratoire, sur la question elle-même et sur la maturation de l'ovaire, seront publiés dans le mémoire qui traitera de l'organisation interne du *Prodajus*. S'il s'établit que la pénétration, constatée par nous, du mâle dans la cavité du corps n'est pas normale, et n'a été rendue possible que grâce à un affaiblissement de la paroi abdominale attaquée par les Microsporidies, il y aura encore lieu de rechercher si son entrée dans la poche ovigère est normale et si elle est nécessaire à l'imprégnation des œufs, ou bien si le liquide spermatique peut être introduit par l'orifice postérieur de la poche, sans que le mâle s'y engage tout entier. Dans ce cas la position du mâle sur le pléon serait réellement copulatrice.

Il est très possible que les deux cas se réalisent et que la présence du mâle dans la cavité ovigère soit simplement un accident fréquent,

et qui ne l'empêche nullement d'opérer l'imprégnation des œufs, tout aussi bien que s'il était resté en dehors. Ce sont là des questions de fait que des séries de coupes ne manqueront pas de décider.

4. *Y a-t-il polyandrie chez le Prodajus?*

Avant d'avoir fait les observations que nous venons d'exposer, nous nous étions posé la question de savoir si un seul de ces mâles de taille minuscule est destiné à féconder toute la couvée d'une femelle qui comprend au moins deux mille œufs?

En effet, sans avoir tenté de compter les spermatozoïdes, nous nous disions que leur masse paraît en tous cas bien faible pour satisfaire à la règle qui veut que les spermatozoïdes soient plus nombreux que les œufs dans la généralité des êtres. Il est parfaitement possible que plusieurs mâles concourent à la fécondation d'une seule femelle. La présence d'une série de mâles dans la poche ovigère observée par nous à maintes reprises, rend même la chose vraisemblable.

5. *Que devient la femelle après le départ des jeunes Epicaridium auxquels elle a donné naissance?*

Est-elle expulsée ou dégénère-t-elle ou bien continue-t-elle à se nourrir pour procréer une nouvelle génération?

Cette question mérite des recherches. Bien que la chose paraisse peu probable, on ne peut cependant, à la lumière des seuls faits que nous possédons en ce moment, déclarer impossible qu'après avoir produit une première fournée d'œufs, l'ovaire puisse reprendre une nouvelle activité proliférateice et fonctionner encore une fois. Les femelles vides, présentent une poche ovigère assez chiffonnée, mais non dégénérée et l'ovaire se montre sous la forme ramifiée qu'il avait aux stades jeunes du développement. C'est ce que fait voir la fig. 14.

On rencontre des femelles vides chez lesquelles l'ovaire est plus volumineux que dans cette figure et possède des ramifications plus larges et plus épaisses.

L'étude de la structure des organes après la ponte fournira sans doute des données positives sur la question.

A diverses reprises nous avons observé un mâle sur la région pléale des femelles récemment vidées, — simple constatation dont nous ne voulons rien conclure.

II. Rapports du parasite avec son hôte.

Nous avons dit que le *Prodajus* habite la cavité incubatrice du *Gastrosaccus spinifer*. Il y a lieu de se demander s'il est nuisible à son hôte ou aux embryons que la poche incubatrice est destinée à contenir.

A. Tout d'abord il paraît évident que le *Prodajus cause un certain dommage au Gastrosaccus*, puisqu'il vit aux dépens de son sang. On peut affirmer qu'il lui enlève un volume très considérable de liquide sanguin, puisque la matière solide de tout l'organisme de la femelle, y compris la masse colossale des œufs, en provient exclusivement.

Ce volume doit être énorme, car il a dû contenir non seulement tout le poids de substance solide qui est accumulé dans l'organisme parasite à la fin de son évolution, mais encore celui de la quantité qui a disparu dans la catabolisme de tout l'animal au cours de cette évolution.

Le *Gastrosaccus* a dû, pour réparer cette perte, absorber une grande quantité de nourriture et se livrer à un travail d'assimilation supplémentaire et très important.

En outre il y a lieu de noter que le parasite blesse le corps de son hôte. Il perfore la cuticule protectrice du Schizopode avec ses mandibules styliformes, ainsi que nous l'avons montré, fig. 5. Ces perforations sont autant de portes ouvertes pour les bactéries nuisibles et peut-être, pour d'autres parasites dangereux tels que les Microsporidies. Nous avons vu que la multiplicité des punctures indique bien que la femelle ne se fixe pas définitivement au même point de la paroi cuticulaire. Elle peut se déplacer un peu et faire des piqûres successives en divers points du même segment.

Cependant, malgré ces blessures et ces pertes de substances, le *Gastrosaccus* ne paraît guère souffrir de la présence de son parasite ni du surcroît de travail physiologique que ce dernier lui impose. Les individus portant un *Prodajus* adulte ne paraissent nullement plus maigres ou moins bien portants que les autres.

Nous nous sommes demandés si les sujets infestés possèdent le même pouvoir de locomotion que les autres et nous avons recherché la proportion de parasites contenus dans deux lots de *Gastrosaccus* pêchés au même endroit et à la même époque, l'un au fond, pendant le jour et l'autre à la surface, pendant la nuit suivante.

Ces Schizopodes s'élèvent en effet du fond vers la surface pendant la nuit, comme le font beaucoup de formes planktoniques.

Nos pêches P. 963 et P. 964 se présentent dans des conditions favorables à cette recherche. La première a été faite le 12 novembre près du haut-fond de Gravelines, par 51° 4′ N. — 2° 4′ 30″ E. et par 7 brasses de profondeur, pendant le jour, à l'aide de notre filet de fond. La seconde est une pêche de nuit faite au même endroit, quelques heures plus tard à l'aide du filet fin de PETERSEN, maintenu à la surface dans le courant, le navire étant à l'ancre.

La pêche diurne, de fond, donna 3.408 *Gastrosaccus* dont 288 portaient des *Prodajus ostendensis*, soit 8,45 %.

La pêche nocturne, de surface, captura 9.675 *Gastrosaccus*, dont 214 étaient infestés, soit 2,21 %.

Ces chiffres ne nous disent qu'une chose : c'est qu'on prend, proportionnellement au nombre total capturé, plus de *Gastrosaccus spinifer* infestés par le *Prodajus ostendensis* au fond pendant le jour qu'à la surface pendant la nuit.

L'étude des conditions du problème montre combien il est difficile de faire un usage judicieux des statistiques. Elle révèle l'intervention de facteurs secondaires. Nous avons tenté d'évaluer l'influence des deux principaux qui sont ici le sexe et l'âge de l'hôte.

La pêche P. 963, de fond et de jour, contient 60 % de mâles et 40 % de femelles et la pêche P. 964, de surface et de nuit, comptait 53,5 % de mâles et 46,5 % de femelles.

Or nous savons que les mâles ne sont pas parasités par le *Prodajus*.

Il en résulte que dans la pêche de fond les 8,45 pour 100 individus, deviennent 8,45 pour 40, soit 21, 12 *Prodajus* pour 100 femelles, et dans la pêche de surface les 2,21, pour 100 individus deviennent 2,21 pour 46,5, soit 4,75 *Prodajus* pour 100 femelles.

Ceci semblerait indiquer que les femelles infestées restent davantage au fond.

Mais l'âge intervient aussi. La taille moyenne des individus capturés à la surface était de beaucoup inférieure à celle de ceux qui s'étaient laissé prendre au fond. Ils étaient donc beaucoup plus jeunes. Or on ne trouve jamais un *Prodajus* adulte dans un *Gastrosaccus* jeune. Il faudrait donc diminuer aussi le nombre total des femelles de celui des femelles trop jeunes pour être parasitées. Le nombre des femelles parasitables prises à la surface se trouve

ainsi énormement réduit, c'est-à-dire que la proportion d'individus parasités y devient plus forte, moins inférieure à celle du fond.

Ajoutons que le nombre des femelles portant des embryons était de 16 pour cent femelles au fond, et de 4,65 pour cent à la surface. Mais il faut noter aussi que les jeunes femelles, si nombreuses à la surface, ne pouvaient porter ni embryon ni parasite.

D'autres facteurs interviennent encore. Il faudrait au moins disposer des résultats de pêches faites en même temps au fond et à la surface pour le jour comme pour la nuit, et encore faudrait-il que l'on puisse exécuter ces pêches dans des conditions identiques, de durée, d'instrument, etc., et tenir compte de l'âge et de l'état des femelles, ce qui est pratiquement impossible.

Les pêches en question, tout en nous fournissant quelques données précises concernant le *Gastrosaccus* et le *Prodajus*, ne nous mettent donc pas en mesure de décider si la présence d'un *Prodajus* rend les femelles du *Gastrosaccus* moins mobiles que celles qui portent dans leur poche ovigère une couvée normale, ou même que celles dont la poche est vide.

B. Mais le *Prodajus nuit à la progéniture* du *Gastrosaccus* dans une mesure variable.

S'il n'est pas manifestement nuisible à son hôte, le parasite cause cependant du dommage à l'espèce en décimant les jeunes générations dont il occupe la place dans la cavité incubatrice.

Toutefois ce dommage est moins considérable qu'on pourrait le penser. Rappelons tout d'abord que la femelle ne dévore pas les œufs ni les embryons. Ainsi que nous l'avons vu plus haut, son armature buccale ne lui permet que de sucer le liquide hémocœlique de son hôte. Mais si la larve arrive de bonne heure dans la poche, elle fait périr toute la couvée : en se développant au point de remplir toute la poche, elle comprime les œufs ou les embryons et peut ainsi, sinon les écraser, du moins les expulser totalement ou partiellement en écartant les oostégites de son hôte.

On trouve des larves, des mâles et des femelles jeunes, dans des poches incubatrices peu développées et qui n'avaient évidemment jamais contenu d'œufs. Il semble qu'en tel cas toute la ponte prochaine est destinée à périr, à moins que la perturbation produite par la fécondation et l'arrivée des œufs dans la poche, n'ait pour résultat de balayer hors de celle-ci toute la bande des intrus, ce

qui est peu probable du moins pour ce qui concerne les Cryptoniscium qui sont bien munis de moyens d'attache.

Nous en avons trouvé aussi dans des poches contenant des œufs non segmentés ou bien des embryons de tout âge (jusqu'à 85 de ces derniers). Certaines poches remplies d'embryons très avancés, prêts à s'échapper, ne contenaient que quelques larves Cryptoniscium.

D'autres contenaient une ou plusieurs femelles jeunes ainsi que des Cryptoniscium, des mâles et une cinquantaine d'embryons de *Gastrosaccus* d'âge divers. D'autres, enfin, contenaient une femelle déjà très volumineuse et encore quelques embryons de *Gastrosaccus* (de 6 à 15) assez avancés ou à terme. Quant aux femelles mûres, elles occupaient toujours seules la cavité incubatrice, dont elles avaient expulsé tous les embryons, sauf parfois un ou deux que l'on retrouvait morts ou à demi écrasés à côté du parasite.

On peut déduire de ces faits que *la présence du parasite est d'autant plus nuisible à la progéniture du Gastrosaccus que la pénétration de la larve est plus précoce.* Si une larve femelle arrive tard, alors que les embryons sont déjà très avancés, elle ne cause guère de dommage.

Le *Prodajus opère donc l'avortement,* mais il ne nous semble pas qu'il occasionne la castration parasitaire de son hôte, phénomène si fréquent cependant, et si bien étudié par Giard et son École.

Toutefois des recherches histologiques suivies pourront seules montrer si le parasite a oui ou non une influence sur l'ovaire et sur son fonctionnement normal.

III. Un parasite du parasite.

Mentionnons ici que le *Prodajus ostendensis*, parasite du *Gastrosaccus*, est lui-même fréquemment infesté par un autre parasite. Nous avons trouvé dans un bon nombre de femelles un Protozoaire que nous n'avons pas encore déterminé. C'est probablement une Microsporidie. Il se présente sous la forme de petites cellules arrondies, oblongues ou même plus allongées. Ces cellules envahissent tout l'organisme et commencent par le rendre opaque et noirâtre puis elles le font périr.

Le *Prodajus* infecté se déforme, dégénère et se réduit à une masse informe criblée de milliers de ces petites cellules.

C'est surtout dans les captures faites à l'arrière-saison que ce parasite s'est montré abondant.

On entrevoit en lui une de ces causes qui maintiennent l'équilibre dans l'économie de la mer : une espèce devient-elle très abondante dans une région, bientôt ses ennemis, parasites ou non, apparaissent, la déciment et la réduisent à l'état de communauté restreinte. Mais par le fait même de cette diminution du nombre de ses hôtes le parasite a lui-même moins de chances de vie et se raréfie.

Peut-être nos eaux traversent-elles aujourd'hui une période d'abondance en *Gastrosaccus*. Le *Prodajus ostendensis* les infeste très fréquemment à l'arrière-saison et tend à diminuer cette abondance. Mais le Schizopode trouve un allié dans le Protozoaire parasite du *Prodajus* qui semble ne pas attaquer le *Gastrosaccus*.

Ajoutons que nous avons trouvé un autre parasite du *Gastrosaccus*. Nous le ferons connaître ultérieurement.

IV. Résumé du « curriculum vitae » d'un *Prodajus*.

La première larve épicaridienne, dihexapode et dépourvue de soies, ne sort pas de la poche incubatrice du *Prodajus*.

La deuxième, pourvue de soies, peut en sortir : nous l'avons observée nageant entre le corps de la femelle et les parois de la poche du *Gastrosaccus*.

On la trouve dans les pêches planktoniques.

Il est évident aussi que cette larve s'échappe ensuite de la poche maternelle pour nager librement en mer. Elle parait bien douée pour la locomotion, car ses longs pléopodes constituent des rames puissantes.

Il est aussi très probable que c'est sous cette forme que le *Prodajus* atteint son premier hôte, et la puissante panoplie de crochets courts et robustes que porte son péréion lui sert évidemment à s'accrocher au corps de cet hôte. La disposition de ces crochets indique peut-être que c'est aux appendices de son hôte que la larve doit s'attacher tout d'abord, car leurs pointes sont dirigées trop directement l'une vers l'autre, de droite à gauche, pour leur permettre de se fixer aisément sur les larges surfaces unies du corps des segments, à moins que l'hôte ne soit très petit.

Quel est ce premier hôte ? Nous l'ignorons. Il est possible que ce soit un Copépode. Quoi qu'il en soit, il est probable qu'arrivé sur cet

hôte, l'Epicaridium ne tarde guère à se transformer. Une mue en fait un Microniscus diheptapode, probablement achète, ou du moins pauvre en soies et à appendices peu allongés.

Le Microniscus du *Prodajus* n'a pas été observé jusqu'ici.

Il est probable que ce Microniscus après avoir grandi notablement, mue et passe à l'état de Cryptoniscium.

Celui-ci est muni d'appendices allongés et de soies. En outre il possède un disque buccal adhésif. Ainsi armé il se décroche de son hôte et nage agilement à la recherche du *Gastrosaccus*. On le capture aussi dans les pêches planktoniques.

Arrivé sur le *Gastrosaccus spinifer,* il se met à ramper sur le corps de son hôte à l'aide de ses courtes pattes à crochet et cherche à gagner la poche incubatrice. Il est bien adapté à cette reptation superficielle ; sa ventouse lui fournit un appareil de sûreté, une sorte de parachute à fonctionnement instantané et infaillible qui lui évite d'être lancé au large par les mouvements brusques du Schizopode.

Arrivée dans la poche du *Gastrosaccus*, la larve Cryptoniscium mue et devient soit un mâle encore diheptapode, soit une femelle redevenue dihexapode comme la première larve mais qui passe bientôt à l'état dipentapode. C'est-à-dire qu'elle atteint la phase régressive qui est aussi celle de la différenciation des sexes.

Ensuite la femelle grandit énormément. Si la poche qu'elle a envahie contient des œufs ou des embryons jeunes, elle ne tardera pas à les comprimer et arrivera vite à en expulser un certain nombre de la cavité devenue trop étroite. C'est ce qui explique qu'une larve de moyenne grandeur cohabite souvent avec un nombre réduit d'embryons de son hôte, par exemple 12 à 15 au lieu de 50 à 60.

Si au contraire, la poche dans laquelle elle a pénétré est remplie d'embryons très avancés, elle ne leur causera guère d'inconvénients : ils pourront s'échapper avant que le développement énorme de l'intrus leur fasse trouver l'espace trop étroit.

Quant au mâle, né aussi du Cryptoniscium, il erre d'abord dans la cavité incubatrice du *Gastrosaccus*, s'y nourrit vraisemblablement du sang de son hôte comme la femelle et y atteint la maturité sexuelle. Puis il gagne la femelle. On l'aperçoit souvent sous la région pléale ; mais on le trouve aussi, fréquemment, dans la cavité ovigère des jeunes femelles. Enfin, rappelons que nous avons trouvé deux mâles entièrement plongés dans la cavité périviscérale

d'une jeune femelle. Ils y avaient déversé leur sperme. Cette femelle était infectée de Microsporidies. Nous nous abstenons pour le moment de décider la question du caractère normal ou accidentel de cette pénétration.

La femelle si dilatée qu'elle soit, ne semble pas opérer la castration du *Gastrosaccus*, mais elle fait subir à sa progéniture un avortement d'autant plus destructeur que son arrivée dans la poche est plus précoce. Elle nuit donc dans une mesure variable à la progéniture de son hôte.

Elle se rend aussi nuisible à l'hôte lui-même en perçant sa cuticule ventrale, en lui enlevant une quantité considérable de sang, et en l'exposant aux attaques des micro-parasites.

Fécondée par un ou plusieurs mâles elle produit 2.000 à 2.500 embryons dihexapodes.

On voit que les phases achètes alternent avec les phases chétophores. Durant les premières, l'animal est porté par un hôte et peu mobile, tandis qu'il nage librement en mer pendant les secondes.

1er Epicaridium	2e Epicaridium	Microniscus	Cryptoniscium	*Prodajus* adulte, ♂ ou ♀.
Achète	Chétophore	Achète ou très pauvre en soies	Chétophore	Achète.
Sédentaire	Nageur	Sédentaire	Nageur jusqu'à son arrivée sur le *Gastrosaccus*	Sédentaire.

Cet exposé est hypothétique sur certains points.

Ainsi il n'est pas démontré que l'Epicaridium se nourrit avant de se transformer en Microniscus.

On n'a pas vu cette larve s'attacher sur un premier hôte, mais son armature de crochets indique qu'elle est destinée à se fixer.

On n'a pas davantage observé la transformation de l'Epicaridium en Microniscus. Celui-ci est aussi inconnu que l'hôte qui le porte.

Les conditions de la fécondation et le lieu où elle s'opère ne sont pas complètement déterminés. Enfin on ne sait pas positivement si la femelle ne se reproduit qu'une seule fois, ou si l'ovaire peut reprendre un regain d'activité après l'expulsion d'une première génération. Dans cette dernière hypothèse, elle pourrait être beaucoup plus nuisible à

la reproduction du *Gastrosaccus* et sa présence deviendrait probablement fatale à son hôte.

L'étude des organes internes apportera sans doute quelques données positives au sujet de certains d'entre ces points qui demeurent obscurs.

V. Localités et époques.

Le *Prodajus ostendensis* s'est montré communément dans les captures importantes de *Gastrosaccus spinifer* que nous avons faites dans la région continentale de la Mer Flamande depuis la latitude du Hoek van Holland jusqu'au Cap Griz-Nez. Mais nous l'avons cherché en vain dans nos captures faites à la côte anglaise, depuis Yarmouth jusqu'à Beachy Head, dans la Manche.

Du côté continental, il manque aussi dans les matériaux recueillis au delà de l'entrée du détroit, c'est-à-dire en Manche, près de Boulogne, au cap d'Alprech, au banc du Vergoyer en face d'Etaples, au Colbart et au Varne, tandis qu'en deçà du détroit, il apparaît dès la Barrière de Gris-Nez.

Le banc de Schouwen au large de la côte Hollandaise, le banc de Middelkerke et le haut-fond de Gravelines sont les endroits où les *Gastrosaccus* se sont montrés le plus abondants. Aussi est-ce de ces endroits également que proviennent les plus grands nombres de parasites que nous avons extraits jusqu'ici de nos volumineux matériaux.

Dès le mois de juin de cette année, le *Gastrosaccus* était déjà fréquemment infesté, mais c'est surtout en août et septembre que le parasite devient abondant. Les matériaux recueillis durant la croisière internationale de novembre 1908 n'indiquent aucune diminution de leur nombre.

D'autre part, d'abondantes captures de *Gastrosaccus* faites en avril n'en avaient pas fourni un seul.

On peut donc dire que le *Prodajus ostendensis* n'est pas également abondant pendant toute l'année. Il apparaît pendant la saison d'été et devient plus commun à l'arrière-saison, comme c'est le cas pour beaucoup d'Epicarides. Mais au printemps il est, au contraire, beaucoup plus rare, sinon totalement absent.

Des données plus précises sur sa distribution et sur les variations de son abondance trouveront leur place dans les « listes critiques »

de l'Exploration de la Mer qui seront publiées dans les Annales du Musée de Bruxelles, lorsque le dépouillement de nos matériaux sera terminé.

Systématique.

La famille des Dajides est assez restreinte : elle comprend aujourd'hui 7 genres qui sont :

Dajus KROYER.
Notophryxus G. O. SARS.
Aspidophryxus G. O. SARS.
Holophryxus H. RICHARDSON.
Heterophryxus G. O. SARS.
Branchiophryxus M. CAULLERY.
Prodajus J. BONNIER.

Les espèces ne sont pas nombreuses.

Dajus.....	*mysidis* KROYER.
	mixtus GIARD et BONNIER. sp. dub.
	siriellae G. O. SARS.
Notophryxus...	*globularis* G. O. SARS.
	lateralis G. O. SARS.
	clypeatus G. O. SARS.
	ovoides G. O. SARS.
Aspidophryxus.	*frontalis* BONNIER.
	peltatus G. O. SARS.
	sarsi GIARD et BONNIER. sp. dub.
Holophryxus.	*alascensis* H. RICHARDSON.
Heterophryxus.	*appendiculatus* G. O. SARS.
Branchiophryxus	*nyctiphanæ* M. CAULLERY.
Prodajus.....	*lo biancoi* J. BONNIER.
	ostendensis G. GILSON.

Soit en tout, 16 espèces, mais l'une d'elles n'est pas dénommée, et, en outre, SARS considère le *Dajus mixtus* de GIARD et BONNIER, comme une espèce hypothétique et purement nominale et il conteste catégoriquement l'*Aspidophryxus sarsi*.

Caractères de la famille.

Les caractères saillants et utilisables pour la détermination des espèces sont indiqués par leurs auteurs, nous n'en entreprendrons pas la critique.

Ceux de la famille des Dajides ont été mis en relief par Sars, et un auteur plus récent, H. Richardson, les résume comme suit, pour ce qui concerne la femelle :

1. Corps symétrique.

2. Segmentation, quand elle subsiste, visible seulement sur la face dorsale.

3. Le palpe du gnathopode manque.

4. Lames ovigères petites, souvent en nombre réduit. Poche incubatrice confinée aux parties latérales du corps et formant une cavité de chaque côté.

5. Quatre ou cinq paires de péréiopodes, rangés autour de la surface orale.

6. Pléopodes ordinairement rudimentaires ou complètement absents.

7. Uropodes présents ou absents.

8. Parasites sur les Schizopodes.

Les caractères du mâle adulte, pour la famille, sont, d'après Sars :

Premier segment thoracique fusionné avec le céphalon.

Pléon (métasome) insegmenté ou imparfaitement segmenté.

Enfin les caractères du dernier stade larvaire sont également énoncés, par Sars, d'après les observations de Hansen :

Tête munie d'un disque adhésif, pédonculé, au centre duquel s'ouvre la bouche.

Article basal des antennules portant une forte épine dirigée vers l'arrière.

Pince du premier péréiopode portant des soies très particulières, digitiformes.

Les pléopodes biramés.

Les deux branches des uropodes d'égale longueur.

Le fouet des antennes à 5 articles.

La découverte d'un animal nouveau conduit souvent à modifier

l'énoncé des particularités de structure qui étaient données comme caractéristiques d'un groupe, d'un genre ou d'une espèce.

En ce qui concerne la femelle adulte, l'étude du *Prodajus ostendensis* ne nous indique pas de bien grandes modifications à faire à l'énoncé des caractères de la famille des Dajides. Cependant nous ferons remarquer que la segmentation chez ce dernier-né de la famille, peut être très nette aussi bien sur la face ventrale que sur la face dorsale dans la région pléale.

En outre, la poche ovigère n'est pas confinée aux parties latérales du corps et ne forme pas de chaque côté une cavité distincte, mais constitue un seul grand sac occupant la face ventrale et s'étendant aussi latéralement.

L'énoncé des caractères du mâle ne présente aucun point à modifier, pourvu qu'il soit entendu que ce que Sars appelle le premier segment thoracique est bien le premier métamère *portant des péréiopodes*, c'est-à-dire le *deuxième* segment du péréion, car le premier, portant le gnathopode, est fusionné avec le céphalon chez tous les Isopodes.

L'énoncé des caractères de la larve Cryptoniscienne dû à Hansen s'applique aussi bien au *Prodajus* qu'aux autres Dajides, à part ce détail que les deux branches des uropodes peuvent être légèrement inégales.

Mais nous ferons remarquer qu'il serait utile d'énoncer aussi sous une forme condensée quelques caractères des autres formes larvaires de la famille, afin d'aider à la détermination des spécimens larvaires que l'on peut trouver isolément, soit libres, soit portés par un hôte.

Voici donc l'énoncé, un peu modifié et complété, que nous proposons pour mettre en évidence, en vue de la détermination, quelques caractères saillants des Dajides :

1. *Femelle adulte.*

1. Corps symétrique.

2. Segmentation faiblement indiquée ou nulle dans les régions sur lesquelles règne la dilatation ovigère.

3. Gnathopodes dépourvus d'exopodite.

4. Lames ovigères peu développées, parfois en nombre réduit (5 ou moins de 5).

5. Quatre ou cinq paires de péréiopodes (ditétrapode ou dipentapode).
6. Pléopodes absents ou très rudimentaires.
7. Uropodes présents ou absents.
8. Parasites sur les Schizopodes.

2. *Mâle adulte.*

1. Deuxième segment péréial, portant le premier péréiopode, fusionné avec le céphalo-péréion (formé lui-même par la fusion du premier métamère péréial, portant le gnathopode, avec le céphalon).
2. Diheptapode.
3. Pléon insegmenté ou imparfaitement segmenté.

3. *Larve Cryptoniscium.*

1. Deuxième segment péréial portant le premier péréiopode fusionné avec le céphalo-péréion comme chez le mâle.
2. Tête munie d'un disque buccal adhésif pédonculé.
3. Article basal des antennules portant une forte épine dirigée vers l'arrière.
4. Pince du septième péréiopode portant des soies particulières, pas toujours digitiformes, sur le bord du propodite qui fait opposition au dactylopodite en forme de griffe.
5. Pince du premier péréiopode différente de la deuxième.
6. Pléopodes biramés.
7. Les deux branches des uropodes de longueur très peu différentes.
8. Fouet des antennes à 5 articles.
9. Parasites des Schizopodes.

4. *Larve Microniscus.*

Encore inconnue, probablement diheptapode et achète ou pauvre en soies.

5. *Larve Epicaridium.*

1. Céphalopéréion fortement incurvé. Dihexapode. Tous les péréiopodes affectant la disposition semi-chélée.
2. Quatre pléopodes, le cinquième est rudimentaire et achète.
3. Uropodes uniramés, branche interne rudimentaire.
4. Tube anal court et styliforme.

Nous remarquons que SARS donne 4 pléopodes à l'Epicaridium de deux autres Dajides : *Dajus mysidis* et *Notophryxus ovoides*. D'autre part il en donne 5 au *Phryxus abdominalis*, et d'autres auteurs en assignent 5 également à diverses espèces, appartenant aux autres familles : WALTZ au *Bopyrus Virbii*, HANSEN à une forme indéterminée, CAULLERY au *Danalia curvata*, FRAISSE aux *Cryptoniscus monophtalmus* et *pagari*, GIARD et BONNIER à diverses formes.

KOSSMANN en attribue 6 au curieux Epicaridium de l'*Entione cavolinii* qui, d'autre part n'a que 6 péréipodes [1].

Il semble donc que la réduction des pléopodes à 4, et l'atrophie, au moins partielle, du 5e est un trait bien caractéristique pour l'Epicaridium de la famille des Dajides.

CARACTÈRES DU GENRE.

Les caractères différentiels du genre *Prodajus* renfermés dans la brève description de BONNIER sont les suivants :

Poches ovigères présentant deux lobes antérieurs dépassant la tête ;

Pléon du mâle très allongé, à peine segmenté, terminé par deux uropodes, et portant sur l'avant-dernier métamère un pénis médian et unique.

On ne peut guère espérer de trouver d'emblée l'énoncé définitif des caractères différentiels d'un genre dont on ne connait que deux espèces et la difficulté est d'autant plus grande pour le *Prodajus* que l'une de ces espèces n'a fait l'objet que d'une description provisoire et trop brève. Il y a toujours lieu de s'attendre à ce que la découverte et l'étude d'autres formes vienne enlever à certains traits de structure leur valeur générique. Toutefois un essai d'énoncé ne peut être qu'utile même au point de vue de la détermination de nouvelles espèces dont l'étude pourra conduire à compléter cet énoncé ou bien, ou contraire, à en élaguer certains détails. Nous l'avons donc tenté :

Femelle adulte.

Segmentation indiquée seulement sur la région pléale, face dorsale et face ventrale.

---

[1] KOSSMANN. *Die Entonisciden*. Pl. VIII. Fig. 6. FRAISSE ne lui donne que 5 pléopodes et figure le septième segment du péréion sans appendice.

Pléon étroit, à partir de son deuxième segment, et formant un cône allongé bien distinct du reste.

Premier segment pléal fusionné avec le dernier péréial.

Poche ovigère formée par les parties latérales de tous les segments du péréion et du premier segment du pléon, développées en lames incurvées, ventralement et *se rapprochant au point de se toucher* dans la région qui est située en arrière de la série des 5 péréiopodes.

Cette poche forme deux lobes antérieurs très saillants et dépassant la tête, et deux lobes postérieurs gagnant sur les côtés du pléon.

Péréion dipentapode.

Quatre paires de lames ovigères, la deuxième réduite à un rudiment extrêmement faible. La troisième est courte et arrondie. Les deux dernières allongées et formant une simple lisière le long du bord des parties qui se touchent sur la ligne médiane.

Premier segment du pléon (fusionné) portant deux prolongements pleuraux assez saillants.

Mâle adulte.

Pléon très allongé, mince, non segmenté, terminé par deux uropodes, achète et portant un pénis impair non loin de l'extrémité.

Larves

Cryptoniscium.

Microniscus.

Epicaridium.

Il nous paraît impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'indiquer les différences génériques dans la structure des larves.

Une étude faite à ce point de vue serait nécessaire. Nous attirons sur cette recherche à faire l'attention des naturalistes fréquentant les laboratoires maritimes.

Disons cependant que la forme très surbaissée de la partie antérieure du corps paraît caractériser l'Epicaridium du genre *Prodajus*.

Caractères différentiels de l'espèce.

Il est à peine possible d'indiquer les caractères permettant de distinguer les deux espèces du genre, parce que l'une d'elle seulement a fait l'objet d'un examen détaillé. Cependant en attendant

que l'on ait retrouvé et décrit le *Prodajus lo biancoi*, BONNIER, nous présentons comme un simple essai le tableau ci-dessous qui doit être considéré comme tout à fait provisoire.

P. *lo biancoi* BONNIER.	P. *ostendensis* n. sp.
Parasite de l'*Haplostylus Normani* G. O. SARS.	Parasite du *Gastrosaccus spinifer* GOES.
Dimension de la femelle adulte.	
2 millimètres.	3 millimètres et plus.
Appendices pleuraux du 1er segment pléal (fusionné).	
Courbes. Nettement limités à leur base.	Droits. Non limités d'avec le lobe de la poche qui les porte.
Lame ovigère 2.	
?	Atrophiée.
Lame ovigère 3.	
?	Courte et arrondie.
Orifice postérieur de la poche ovigère.	
?	Étroit, gardé et plus ou moins obturable par le pléon.
?	Bordé par deux prolongements creux.
Pléon.	
?	Portant de gros tuberbules ventraux impairs, dont les plus volumineux sont légèrement bilobés.
Pénis droit et à direction transverse.	Pénis courbe et dirigé vers l'arrière.

Il va sans dire qu'il n'est pas possible d'assigner aux larves des caractères spécifiques, puisque celles du *Prodajus lo biancoi* sont complètement inconnues.

Le type de l'espèce est la propriété du Musée Royal d'Histoire naturelle de Bruxelles.

Louvain, le 27 décembre 1908.

BIBLIOGRAPHIE
des
EPICARIDES (Latreille) [1]

1) 1722. Deslandes. — Diverses observations anatomiques. *Histoire de l'Acad. R. des Sciences,* Paris, 1722 (Prend les Bopyres pour de jeunes soles).

2) 1772. Fougeroux de Bondaroy. — Sur un insecte qui s'attache à la chevrette. *Mémoires de l'Acad. des Sciences de Paris,* t. II.

3) 1787. Cavolini Fil. — Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi, Napoli, 1787.

4) 1793. Fabricius. — Entomologia systematica emendata et aucta, t. II, Copenhague, 1793.

5) 1798. Fabricius. — Supplementum Entomologiae Systematicae. Copenhague, 1798.

6) 1802. Bosc. — Histoire naturelle des Crustacés. Suites à Buffon, Paris, 1re édition, 1802.

7) 1802. Latreille. — Hist. Nat. Générale et particulière des Crustacés et des Insectes, Vol. V et VI, Paris, An XI.

8) 1806. Latreille. — Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, t. I, Parisiis, 1806.

9) 1804-1815. Montagu. — Description of several animals found on the South Coast of Devonshire. *Trans. Linn. Soc. of London*, t. IX. *Oniscus thoracicus* (= *Ione thoracica*).

10) **1816.** Risso. — Histoire naturelle des Crustacés des environs de Nice. Paris, 1816.

11) 1817. Latreille. — Le règne animal, 1re édit., t. III, 1817.

12) 1818. Latreille. — Encyclopédie méthodique. Planches des Crustacés et des Insectes avec leur explication. Paris, 1818.

13) 1818. Lamarck. — Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris, 1818.

14) 1825. Desmarest. — Considérations générales sur la classe des Crustacés et description des espèces de ces animaux qui vivent dans la mer, sur les côtes et dans les eaux douces de la France. Paris, 1825.

15) 1826. Risso. Histoire naturelle de l'Europe méridionale, t. V, 1836.

---

[1] Nos recherches bibliographiques ont été grandement facilitées par les travaux de nos devanciers et particulièrement par ceux de Gerstaecker (*Bronn's Klassen*), de Kossmann, de J. Bonnier, de Hansen et de H. Richardson. Les chiffres gras, dans la colonne des dates, indiquent les ouvrages figurant actuellement dans la bibliothèque personnelle de l'auteur. Tout exemplaire ou tiré à part de publications anciennes ou modernes concernant les Crustacés serait reçu par lui avec reconnaissance.

16) 1826. Audouin et Milne-Edwards. — Sur un petit Crustacé isopode qui vit sous le test de la Callianasse (Appendice au mémoire sur le Nicothoe). *Annales des Sciences naturelles,* t. IX, 1826.

17) 1828. Bosc. — Histoire naturelle des Crustacés, 2e édition, M. Desmarest, Paris, 1828.

18) 1828. Brullé. — Introduction sur les animaux articulés de la Morée et des Cyclades. Expédition scientifique en Morée, V, III, 1831.

19) 1829. Cuvier. — Règne animal. Édit. p. Crochard. Crustacés, 1829.

20) 1829. Guérin Méneville. — Iconographie du Règne Animal de G. Cuvier. Annélides, Crustacés et Arachnides. Paris, 1829-1844.

21) 1829. Latreille. — Règne animal, 2e édition, 1829.

22) 1834. Milne-Edwards (H.). — Histoire naturelle des Crustacés. Paris (Voir n° 29).

23) 1835. Bouchard-Chantereaux. — Catalogue des Crustacés observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le Boulonnais. *Mémoire de la Société d'Agriculture de Boulogne-sur-Mer,* 1835 (*Bopyrus squillarum*).

24) 1835. Guérin-Méneville. — Expédition en Morée par ordre du Gouvernement Français. Crustacés, t. III, Paris, 1835.

25) 1837. Rathke. — Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien. Riga und Leipzig, 1837.

26) **1837**. Rathke. — De Bopyro et Nereide, commentationes anatomico-physiologicae duae. Rigae et Dorpati, apud Eduardum Frantzer, 1837.

27) 1837. Rathke. — Beitrag zur Fauna der Krym. *Mémoires Acad. Imp. des Sc. de Saint-Petersbourg,* I, III, 1837.

28) 1838. Kröyer. — Grönlands Amphipoder, beskreven. *K. Danske Vid. Selsk. Naturv. math. Afhandl.,* 1838.

29) **1840**. Milne-Edwards (H.). — Histoire naturelle des Crustacés, vol. III, Paris, 1840.

30) 1840. Kröyer. — Bopyrus abdominalis. *Naturhistorisk Tidskrift,* Bd. III, 1840.

31) 1840-1841. Kröyer. — Ueber Schmarotzerkrebs. In Isis.

32) 1841. Duvernoy. — Sur un nouveau genre de l'ordre des Crustacés Isopodes et sur l'espèce type de ce genre : le *Kepon typus. Ann. des Sc. nat.,* 2e édition, t. XV, fig. 1841.

33) 1841. Duvernoy et Lereboullet. — Essai d'une Monographie des organes de la respiration de l'ordre des Crustacés Isopodes. *Ann. des Sc. Nat.,* 2e série, Zoologie, t. XV.

34) 1841. Eichwald. — Fauna Caspio-Caucasica. 1841.

35) 1842. Kröyer. — Monografisk Fremstilling af Slaegten Hippolytes nordiske Arter. *K. Danske Videns. Selsk. Math. naturv. Afhandl.,* IX, 1842.

36) 1842. Kröyer. — Description du *Bopyrus abdominalis. Ann. des Sc. Nat.,* 2e série, Zoologie, t. 17, 1842.

37) **1843.** Goodsir. — On the sexes, organs of reproduction and mode of development of the cirripeds, etc. (L'auteur prend un Cryptoniscide pour le mâle des Balanes) Edimburgh. *New Philosophical Journal*, July 1843.

38) 1842. Gervais. — Article Bopyre. *Dictionnaire universel d'histoire naturelle de d'Orbigny,* t. II.

39) 1843. Rathke. — Beiträge sur Fauna Norwegens. *Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Naturae Curiosorum,* vol. XX, 1843.

40) **1844.** Lucas. — 4 Articles Epicarides. *Dict. Univ. d'Histoire naturelle de d'Orbigny*, t. V, Iosniens. Isopodes, t. VI.

41) 1845. Goodsir. — Description of some animals found amongst the Gulf Weed. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* t. XV, 1845.

42) 1849. Kröyer. — Karcinologisk Bidrag. *Naturh. Tidskrift.* Bd. II, 1846.

43) **1849.** Kröyer. — Poissons, Crustacés, Mollusques, etc. In P. Gaimard. Voyage de la commission scientifique du Nord, en Scandinavie, en Laponie, au Spitzberg, etc. sur la Corvette « La Recherche » pendant les années 183?-1840. Atlas sans texte. Paris, 1849.

44) 1849. Cuvier. — Règne animal. Edité par Masson. Crustacés, 1849.

45) 1849. Milne-Edwards (H.). — Le règne animal de Cuvier. Edité par Masson. Crustacés, 1849.

46) 1850. De Haan. — Fauna Japonica. *Auct. Ph. Fr. de Siebold.* Crustacea. Leyde, 1850.

47) 1850. White (Ad.). — List of the specimens of British animals in the Collection of the British Musem. Crustacea, 1850.

48) 1851. Dalyell. — The Powers of the Creator displayed in Creation, vol. I, 1851.

49) 1851. Darwin. — A Monograph on the subclass Cirripedia: the Lepadida. 1851.

50) 1852. Lilljeborg. — Hafs-Crustaceer vid Kullaberg. *Öfversigt of Kong. Vet. Akad. Förhandl.,* t. IX, Stockholm, 1852.

51) 1853. Steenstrup. — Bemaerkinger om Slaegterne Pachybdella og Peltogaster. *Oversigt Kong. Danske Videns. Selsk. Forhandl.,* 1853. (Liriope sur le Peltogaster).

52) 1853. Steenstrup. — Bemerkungen über die Gattungen Pachybdella und Peltogaster, etc. Traduction du danois par Creplin. *Archiv. f. Naturgeschichte,* XXI, Jahrg. 1854.

53) 1854. Darwin. — A Monograph on the subclass Cirripedia. Vol. II. The Balanidae (Rectification de Goodsir). 1854.

54) 1855. Leidy. — Contribution towards a knowledge of the marine invertebrate fauna of the Coast of Rhode Island. *Journ. of the Acad. Natur. Sc. of Philadelphia,* 2d. series, 1855.

55) 1855. Dana. — United States exploring Expedition during the years 1838-1842. By Ch. Wilkes. Crustacea, vol. XIII, Philadelphia.

56) 1857. Stimpson. — The Crustacea and Echinodermata of the Pacific Shores of North America. *Boston Journ. Nat. Hist.,* VI, 1857.

57) **1857**. White (A). — A popular history of British Crustacea comprising a familiar account of their classification and habits. London, Lovell Reeve, 1857.

58) 1857. Carus (V.) — Icones zootomicae. Taf. XI, Fig. I, Leipzig, 1857..

59) 1857. Stimpson. — The Crustacea and Echinodermata of the Pacific shores of North America. *Journal of Boston. Soc.*, vol., VI, 1857.

60) **1858**. Cornalia e Panceri. Osservazioni zoologico-anatomiche sopra un nuovo genere di Crostacei Isopodi sedentarii. Gyge branchialis. *Memorie d. Reale Accad. d. Scienze di Torino,* serie II, t. XIX, 1858.

61) **1859**. Lilljeborg. — Les genres Liriope et Peltogaster. *Nova acta Soc. Sc. Upsala.* Bd. 3, ser. 3, vol. III, 1862.

62) 1860. Lilljeborg. — Supplément au mémoire sur les genres Liriope et Peltogaster. *Ibid.*, 1860.

63) 1860. Spence Bate. — List of the British Marine Invertebrate Fauna : Crustacea. *Reports British Ass. Oxford,* 1860.

64) 1861. Steenstrup og Lütken. — Bidrag til Kundskab om det aabne Havs Snyltekrebs og Lernaeer. *Kgl. Danske Vid. Selsk.*, 5 R. naturk. og. mathem. Afd. 5 Bd. 1861.

65) 1861. Hesse. — Recherches sur les Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 4e série, t. XV, 1861.

66) **1862**. Müller Fritz. — On Entoniscus porcellanae, a new parasitic Isopod Crustacean. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3e série, vol. X, 1862.

67) 1862. Müller Fritz. — Entoniscus porcellanae, eine neue Schmarotzer Assel. *Arch. für Naturgeschichte*, Bd. 28, 1862. (Voir un extrait en Néerlandais dans l'*Album der Natuur. Wetenschap. Byblad.*, Amsterdam, 1863.

68) 1862. Steenstrup og Lütken. — Mindre Meddelelser fra Kjöbenhavns Universitets zoologiske Museum. 2. Forelöbig Notits on danske Havkrebsdyr. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistorisk Forening for Aaret, 1861 i Kjöbenhavn.

69) 1863 Spence Bate. — On some new australian species of Crustacea. *Proceed. Zool. Soc. London,* 1863.

70) **1863**. Spence Bate and Westwood. — A History of the British Sessile-eyed Crustacea. London, 1863.

71) 1863. Kröyer. — Bidrag til Kundskab om Snyltekrebsene. *Nat. Tidskrift,* III. R. Ed. 2, 1863.

72) 1863. Müller (Fr.). — *Entoniscus porcellanae,* nouveau type d'Isopode parasite. Extr. des *Arch. des Sc. Phys. et Nat. de Genève,* 1863.

73) 1863. Wagner (N.). — Compte rendu des recherches zoologiques faites sur les côtes de Crimée en 1863. Kazan, 1863.

74) 1864. Spence Bate. — Characters of new species of Crustaceans discovered by J. K. Lord, on the coast of Vancouver Island. *Proc. Zool. Soc.*, 1864.

75) 1864. Müller (Fr.) Für Darwin. — Leipzig 1864 (Traduction française par Debray dans le *Bulletin scientifique du Nord de la France et de la Belgique,* 1882-83.

76) 1864. Grube. — Die Insel Lussin and ihre Meeresfauna. Breslau, 1864.

77) 1864. Stimpson (W.) — Description of new Species of Marine Invertebrata from Puget Sound collected by the Naturalists of the North West Boundary Commission. *Proc. Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia,* 1864.

78) 1865. Hesse (E.). — Observations sur les Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. 5e article. *Ann. des Sc. Nat.,* 5e Série, Zoologie, t. III.

79) 1866. Heller. — Carcinologische Beiträge z. Fauna d. Adriat. Meeres. *Verh. Zool. Bot. Gesellsch. Wien.,* XXVI, 1866.

80) **1866.** Buchholtz (R.). — Ueber Hemioniscus balani, eine neue Gattung parasitischer *Isopoden. Zeitsch. f. Wissench. Zoll.* Bd. XVI, 1866.

81) 1866. Hesse. — Obser. s. l. Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. *Ann. d. Sc. Nat.* 5e série t. VI, 1866.

82) 1866. Kowalevsky (K.). — Entwickelungsgeschichte der Rippenquallen. *Mémoires de l'Académie de St-Pétersbourg,* 1866.

83) 1867. Packard. A. S. junior. — Observations on the glacial phenomena of the coast of Labrador and Maine with a view of the recent fauna of Labrador. *Mem. of Bost. Soc. Nat. Hist.,* 6 vol., 1, 1887.

84) 1867. Hesse (E.). — Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. IIe article. *Ann. des Sc. Nat.,* 5e Série, Zoologie, 1867.

85) 1867. Marcusen. — Zur Fauna des Schwarzen Meeres. *Archiv. für Naturgeschichte,* 1867.

86) 1868. Montagu. — Description of the several Marine Animals found on the coast of Devonshire. *Trans. Linnean Soc.,* t. IX, London, 1868.

87) 1868. Czerniavsky. — Materialia ad zoographiam Ponticam comparatam. Crustacea Jaltensia. Charkow. 1868.

88) **1868.** Norman. — Last report on dredging among the Shetland Isles. *Report of British Ass.,* 1868. Norwich. (*Phryxus abdominalis. Gyge branchialis*).

89) 1869. Grube. — Mittheilungen über St-Vaast la Hougue und seine Meeres besonders seine Anneliden Fauna. *Verh. Schlesichen Ges.,* 1869.

90) 1870. Müller, Fritz.— Bruchstücke zur Kenntniss der Bopyriden. *Jenaische Zeitschr.,* B. VI, 1870.

91) 1873. Kossmann. — Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüssler (Rhizocephala). *Arbeiten Zool. Zootom. Institut zu Wurzburg.,* Bd. IV.

92) **1873.** Kossmann. — Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüssler. *Verh. d. Würz. phys. med. Gesellsch.,* Neue Folge, Bd. IV.

93) 1873. Harger and Verrill. — Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. *Rep. U. S. Comm. of Fish and Fisheries,* 1873.

94) 1874. Buchholz. — Die zweite deutsche Nordpolarfahrt im Jahre 1869 und 1870 unter Führung des Kapitän Koldewey. Crustaceen. Leipzig, 1874.

95) 1874. Harger and Smith. — Reports on Dredgings in the region of St. George Banks in 1872. *Trans. Conn. Acad. of Arts and Sc.*, vol. III, New Haven, 1874.

96) 1874. Harger. — Report U. S. Comm. of Fish and Fisheries. Vol. I, 1874.

97) 1874. Giard. — Sur l'éthologie de *Sacculina Carcini. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris,* 1874.

98) 1875. Metzger. — Die Expedition zur Phys. Chem. und Biol. Unters. d. Ostsee im Sommer 1872 auf Pommerania. Jahresbericht Comm. z. Wiss. Unters. d. Deutschen Meere. Berlin, 1873.

99) 1875. Lutken. — The Crustacea of Greenland. Manual of the natural History, Geology and Physics of Greenland and the neighbouring regions, prepared for the use of the Arctic Expedition of 1876. By R. Jones. London, 1875.

100) **1875**. Metzger. — Crustaceen aus den Ordnungen Edriophthalmata und Podophthalmata. In « Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt im Juli bis September 1872-1875 ».

101) 1876. Hesse (E.). — Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. 25e Article. *Ann. des Sc. Nat.*, 8e série, Zoologie, t. IV, 1876.

102) 1876. Hesse (E.). — Nouvelles observations sur les métamorphoses embryonnaires des Crustacés de l'ordre des Isopodes sédentaires et description de trois nouvelles espèces du genre Athelgue et Pleurocrypte. *Ann. des Sc. Nat.,* 6e série, t. IV. (Athelges et Pleurocrypta).

103) 1877. Miers. — Report on the Crustacea collected by the Naturalists of the Arctic Expedition 1875-1876. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* 4 Series, t. XX, 1877.

104) **1877**. Giard. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés Décapodes. *Bull. Scientif. du Nord,* 2e série, Xe année, 1877.

105) **1877**. Meinert. — Crustacea Isopoda, Amphipoda et Decapoda Daniae. *Naturh. Tidsskrift.,* II Bd., Kjöbenhavn, 1877.

106) 1877-1878. Sars (G. O.). — Prodromus descriptionis Crustaceorum et Pycnogonidarum quae in expeditione Norvegica in anno 1876 observavit. *Arch. f. Mathem. og Naturvid.,* vol. II, 1877.

107) 1877. Lockington. — Descriptions of seventeen new Species of Crustacea. *Proc. Calif. Acad. Sciences,* VII, 1876, San Francisco, 1877.

108) **1877**. Fraisse. — Die Gattung Cryptoniscus Fr. Müller. *Arbeiten d. Zool. Zoot. Institut zu Würzburg*, IV, Ed. 3, Heft, 1877.

109) 1878. Giard. — Sur les crustacés parasites du genre Entoniscus. *Ass. Française p. l'Av. des Sciences,* Paris, 1878.

110) **1878**. Giard. — Notes pour servir à l'histoire du genre Entoniscus. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie,* nov.-déc. 1878, Pl. LXVI.

111) **1878**. Giard. Sur les Isopodes du genre Entoniscus. *Comp. Rend. Acad. Sc. Paris*, 1878, et *Bull. Sc. France et Belgique*, t. X, 1878.

112) 1878. HARGER. — Report on the Marine Isopoda of New England and adjacent waters. *Rep. U. S. Comm. of. Fish and Fisheries,* Part. VI, 1878.

113) **1878**. FRAISSE. — Entoniscus Cavolinii n. sp. nebst Bemerkungen über die Umwandlung und Systematik der Bopyriden. *Arbeiten d. Zool. Zootom. Institut zu Wurzburg,* 1878.

114) 1878. SMITH (S.). — The Stalk Eyed Crustaceans of the Atlantic Coast of North America. *Trans. Connect. Acad.,* vol. V, 1878.

115) 1878. GIARD. — Sur les Isopodes parasites du genre Entoniscus. *Comptes rendus de l'Acad. de Sciences de Paris,* 12 août 1878.

116) 1879. SARS. (G. O.). — Crustacea et Pycnogonida nova in itinere 2e et 3e expeditionis norwegicae. Anno 1877. et 78 collecta. *Arch. f. Mathem. og. Naturvid.,* Bd. 4, 1879.

117) 1879. LEIDY. — Notice on new animals of the Coast of New Jersey. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia,* 1879.

118) 1879. SCHIÖDTE et MEINERT. — Symbolae ad Monographiam Cymothoarum Crustaceorum Isopodorum. *Naturh. Tidskrift* (3) Bd. 12 und 13. 1879-1883 (Développement-pas d'Epicarides).

119) 1879. HARGER. — Notes on New England Isopoda. *Proc. U. S. Nat. Hist. Mus.,* vol. II, 1879.

120) 1879. GIARD. — Notes towards the history of the genus Entoniscus. *Ann. and Mag. of. Nat. Hist.,* 5e série, vol. IV, 1879.

121) 1879. PACKARD. — Zoology for Students and general Readers. New-York, 1879.

122) 1879. SMITH (S.). — Notes on New England Isopoda. *Proc. of. U. S. National Museum,* XIX., t. II, 1879 (Voir Harger. *Trans. Connecticut, Acad.,* vol. V, 1879).

123) 1880. STOSSICH. — M. Prospetto dalla Fauna del Mare Adriatico. *Boll. d. Societa Adriatica d. Scienze Naturali in Trieste,* vol. VI, 1880.

124) **1880**. MEINERT. — Crustacea Isopoda, Amphipoda et Decapoda Daniae. *Naturhistorisk Tidsskrift,* 3 R. 12 B. Kjobenhavn, 1880.

125) 1880. HARGER. — Report on the Marine Isopoda of New England and adjacent waters. *Report of the U. S. Comm. of Fish and Fisheries.* 1878, Washington, 1880.

126) 1880. SEMPER. — Die natürl. Existenzbedingungen der Tiere, t. I, 1880.

127) 1880. KOSSMANN. — Zool. Ergebn. einer Reise in die Küstengebiete des Rothen Meeres. Malacostraca. Leipzig, 1880.

128) **1880**. KOSSMANN. — Studien über die Bopyriden. Gigantione Moebii, *Zeitsch. Wiss. Zool.,* XXXV Bd. 1880, p. 652.

129) **1880**. KOSSMANN. — Studien über die Bopyriden III. Ione thoracica und Cepon Portuni. *Mittheil. der Zool. Station Neapel,* 1880.

130) 1881. PACKARD (A. S.). — Zoology for High Schools and Colleges. New-York, 1881.

131) **1881**. KOSSMANN. — Die Entonisciden. *Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel.*

132) 1881. Kossmann. — Bopyrina Virbii. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Metam. der Bopyriden. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, XXXV, Bd. 1881.

133) **1881**. Delage. — Etude de l'appareil circulatoire des Edriophthalmes marins. *Archiv. de Zool. exp.*, t. XI, 1881.

134) **1881**. Walz. — Ueber den Organismus der Bopyriden. *Vorläufige Mitth. Zool. Anzeiger*, 28 marz 1881.

135) **1881**. Gerstaecker. — Crustacea. *Bronn's Klassen. und Ordn. d. Thierr.*, 1881.

136) 1881. Gissler. — The common Prawn and its parasite. *Scientific American*, XLV, 1881.

137) 1881. Czerniavsky. — Berichtigung. Bopyrus Virbii Walz 1881 = Bopyrina Virbii Kossmann 1881 = Bopyrus ocellatus Czerniavsky 1868. *Zool. Anzeiger*, 1881-1882, p. 258.

138) 1882. Gissler. — *Bopyroides latreuticola*, a new species of Isopod Crustacean parasitic on a gulfweed shrimp. *American Naturalist*, XVI, 1882.

139) **1882**. Kossmann. — Endoparasitismus der Entonisciden. *Zoolog. Anzeiger*, V. Jahrg, 6 Febr. 1882.

140) 1882. Gissler. — A singular parasitic Isopod Crustacean. *American Naturalist*, XVI, n° 1, janvier 1882.

141) **1882**. Hoek. — Die Crustaceen gesammelt während der Fahrten des « Willem Barents » in den Jahren 1878-1879. *Nied. Arch. für Zool.*, B. I., Suppl. 1882.

142) 1882. Kossmann. — The Entoniscidae. *Annals and Mag. Nat. Hist.*, 5 series, vol. X. 1882.

143) 1882. Sars (G. O.). — Oversigt af Norges Crustacea. *Christiania Videnskab. Sels.*, Forhand, 1882.

144) **1882**. Walz (R.). — Ueber die Familie der Bopyriden mit besonderer. Berücksichtigung der Fauna der Adria. *Arbeiten d. Zoolog. Instituts zu Wien.*, t. IV, Heft 2, 1882.

145) 1883. Lucas. — Sur le genre Bopyrus. *Ann. Soc. Anat. de France*, VI, *Bull.* 1883.

146) 1883. Smith (S.). — List of the Crustacea dredged on the coast of Labrador by the Expedition under the Direction of W. A. Stearns. in 1882. *Proceedings of U. S. National Museum*, 1883, vol. VI.

147) 1884. Weber (M.). — Die Isopoden gesammelt während der Fahrten des « Willem Barents » in das Nordliche Eismeer. 1884.

148) **1884**. Kossmann. — Neueres ueber Cryptoniscidien. *Sitzungsber. der K. Preuss. Ak. der Wiss.*, t. XXII, Berlin, 1884.

149) 1884. Kossmann. — On the Cryptoniscidae. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 5 series, vol. IV, 1884.

150) 1885. Carus. — Prodromus Faunae Mediterraneae. Pars. II. Arthropoda. 1885.

151) **1885**. Von Martens. — Bericht ueber die Leistungen in der Naturgeschichte der Crustaceen während des Jahres 1884. *Arch. f. Naturgesch.*, 21 jahr. 1885.

152) 1885. SARS (G. O.). — Crustacea. The Norwegian North Atlantic Expedition. 1876-1878. Christiania, 1885-86.

153) **1885**. SARS (G. O.). Report on the Schizopoda. Challenger *Reports*. vol. XIII, London, 1885.

154) **1886**. BEDDARD. — The Isopoda. Results of H. M. S. Challenger. Vol. 12. Addit. Note. 1886.

155) 1886. DELAGE. — Système nerveux du Peltogaster. (Phryxus et Peltogaster). *Archiv. de Zoologie expérimentale,* 2e série, t. IV, 1886, p. 20.

156) 1886. KOEHLER R. — Contribution to the study of the littoral Fauna of the Anglo-Norman Islands. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* 5e série, vol. XVIII, 1886 (*Bopyrus*).

157) **1886**. GIARD et BONNIER. — Sur le genre Entione, Kossmann. *Comptes rendus de l'Acad. de Sciences de Paris,* 11 octobre 1886.

158) 1886. LUCAS. — Sur le genre Ione. *Ann. Soc. Entom. de France*, III, LXXVIII, 1886.

159) 1886. RODRIGUEZ (J.). — Historia natural de las Baleares. Zoologia. Adiciones à la Fauna Balear. Mahon, 1886.

160) 1886. SARS (G. O.). — Den Norske Nordhavs Expedition, t. XV, 1886.

161) 1886. HENDERSON. — The Decapoda and Schizopoda Crustacea of the Firth of Clyde. *Trans. Nat. Hist. Soc. of Glasgow*, 1886.

162) **1886**. GIARD. — Sur l'Entoniscus Maenadis. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc. de Paris,* 3 mai 1886.

163) **1886**. GIARD et BONNIER. — Nouvelles remarques sur les Entoniscus. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc. de Paris*, 24 mai 1886.

164) **1886**. GIARD et BONNIER. — Sur le genre Cepon. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc. de Paris,* 8 novembre 1886.

165) 1887. STUXBERG.— Faunan paa och kring Novaja Semlja. Vega Expeditionens Vetenskapliga Iakttagelser. Bd. V, 1887.

166) 1887. GIARD. — Sur les Danalia, genre de Cryptonisciens parasites des Sacculines. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique.* v. XVIII-1887.

167) 1887. GIARD. — Sur les parasites Bopyriens et la castration parasitaire. *Comptes rendus de la Société de Biologie,* 8e série, t. IV, 1887.

168) 1887. GIARD et BONNIER. — Contribution à l'étude des Bopyriens. *Travaux de l'Institut zoologique de Lille et du Laboratoire de zoologie de Wimereux,* t. V, 1887.

169) 1887. GIARD et BONNIER. — Sur la castration parasitaire chez l'Eupagurus Bernhardus. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc. de Paris,* 18 août 1887.

170) 1887. GIARD. — On parasitic castration in Eupagurus Bernardus and Gebia stellata. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* 5e série, vol. XX, 1887.

171) **1887**. GIARD et BONNIER. — Sur la phylogénie des Bopyriens. *Comptes-rendus de l'Acad. de Sciences de Paris*, 2 mai 1887. (Un extrait dans le *Bolletino della Societa Adriatica,* Trieste, 1889).

172) 1887. GIARD et BONNIER. — The Phylogeny of the Bopyrinae. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* 5e série, vol. XX, 1887.

173) **1887**. Bonnier. — Catalogue des crustacés Malacostracés recueillis dans la baie de Concarneau. *Bulletin scientifique du Département du Nord*, 2e série, 1887.

174) 1887. Giard. — Sur les parasites Bopyriens et la castration parasitaire. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, n° 23, 17 juin 1887.

175) 1887. Giard. — La castration parasitaire, etc. *Bulletin Scientifique du département du Nord*, 2e série, 1887.

176) 1887. Hansen. — Oversigt over de paa Dijmphna Togtet indsamlede Krebsdyr. in Dijmphna-Togtets Zoologisk-botaniske Udbytte. Kjöbenhavn, 1887.

177) 1887. Gourret. — Crustacés parasites des Ascidies. *Comptes rendus Ac. Sc. de Paris*, 1887.

178) 1888. Lo Bianco. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, t. VIII, 1888.

179) 1888. Hansen. — Oversigt over det vestlige Grönlands Fauna af Malakostrake Havkrebsdyr. Vidensk. Meddel. fra Naturh. Foren. i Kjöbenhavn. Copenhague, 1888.

180) **1888** Scott (Th.). — A revised list of the Crustacea of the Firth of Forth *in* Sixth. *Ann. Rep. of the Fish Board for Scotland*, p. 251.

181) 1888. Gourret. — Etudes zoologiques sur quelques crustacés parasites des Ascidies. *Bibliothèque des Hautes Etudes. Sc. nat.*, t. XXXVI, 1888.

182) **1888**. Giard et Bonnier. — Sur deux nouveaux genres d'Epicarides (Probopyrus et Palegyge). *Comptes rendus de l'Ac. d. Sc. de Paris*, 23 janvier 1888.

183) **1888**. Giard et Bonnier. — Sur deux nouveaux genres d'Epicarides. Probopyrus et Palegyge. *Bulletin Scient. de la France et de la Belgique*, t. XIX, 1888.

184) **1888**. Giard et Bonnier. — Sur le Priapion (Portunion) Fraissei G. et B. *Bulletin Scient. de la France et de la Belgique*, 1888.

185) **1888**. Giard et Bonnier. — Sur quelques espèces nouvelles de Céponiens. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc. de Paris*, 2 juillet 1888.

186) **1888**. Giard. — Sur la castration parasitaire chez les Eukyphotes des genres Palaemon et Hippolyte. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc. de Paris*, 13 février 1888.

187) 1888. Giard. — La castration parasitaire (Nouvelles recherches). *Bulletin Scient. de la France et de la Belgique*, 3e série.

188) 1889. Norman (A. M.). — Aspidophryxus Sarsii, Giard et Bonnier. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6e série, vol. IV, 1889.

189) **1889**. Giard et Bonnier. — Sur un Epicaride parasite d'un Amphipode et sur un Copépode parasite d'un Epicaride. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences de Paris*, 29 août 1889.

190) **1889**. Giard et Bonnier. — Sur la morphologie et la position systématique des Epicarides de la famille des Dajidae. *Comptes rendus de l'Acad. de Sc. de Paris*, 13 mai 1889.

191) 1889. Giard et Bonnier. — On the Morphology and systematic position of the Epicarida of the Family Dajidae. *Ann. Mag. Natur. Hist.*, 6e série, vol. IV, 1889.

192) **1889**. Giard et Bonnier. — Sur un nouvel Entoniscien. (Pinnotherion vermiforme nov. gen. et nov. sp.) parasite du Pinnothère des Modioles. *Comptes rendus de l'Acad. de Paris,* 9 déc. 1889.

193) 1889. Giard et Bonnier. — On an Epicaridan parasitic on an Amphipod, and on a Copepod parasitic on a Epicaridan. *Ann. Mag. Nat., Hist.*, 6e série, vol. III, 1889.

194) **1889**. Giard et Bonnier. — Sur les Epicarides de la famille des Dajidae. *Bulletin Scient. de la France et de la Belgique*, 1889.

195) **1889**. Giard et Bonnier. — Note sur l'Aspidoecia Normani et sur la famille des Choniostomatides. *Bulletin Scient. de la France et de la Belgique*, 1889.

196) 1889. Giard. — Sur l'orientation des Bopyriens relativement à leur hôte. Fragments Biologiques. *Bull. Sc. de la France et de la Belgique,* 4e série, 1889.

197) **1890**. Giard et Bonnier. — Prodrome d'une Monographie des Epicarides du Golfe de Naples. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, tome XXII, 1890.

198) **1892**. Korschelt und Heider. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Thiere. Jena, 1892.

199) 1892. Weber (M.). — Die Süsswasser-Crustaceen des Indischen Archipels, nebst Bemerkungen über die Süsswasser-Fauna im Allgemeinen. *Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost Indien,* Bd. II, 1892.

200) **1892**. Ide. M. — Le tube digestif des Edriophthalmes. Etude anatomique histologique. (Gyge. Ione) La Cellule, t. VIII, 1892.

201) 1893. Della Valle. — Gammarini del Golfo di Napoli. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel,* XX, 1893.

203) **1893**. Stebbing. — A History of Crustacea. London, 1893.

204) 1893. Giard et Bonnier. — Contributions à l'étude des Epicarides. *Bull. Sc. de la France et de la Belgique,* t. XXV, 1893.

205) **1894**. Gadeau de Kerville. — Recherches sur la Faune Marine et maritime de la Normandie. *Bulletin de la Société des amis des Sciences de Rouen,* 1894.

206) 1894. Müller, Wilhelm. — Die Ostracoden des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel,* XXI, 1894.

207) 1894. Stebbing. — The Amphipoda collected during the voyage of the Willem Barents in the Arctic Seas in the years 1880-84. Uitgegeven door het Koninglyk zoologisch Genootschap «Natura artis magistra» Amsterdam, 1874.

208) 1894. Milne-Edwards (A.) et Bouvier. — Crustacés Décapodes provenant des campagnes du yacht « l'Hirondelle ». Campagnes du Prince de Monaco. Fasc. VII, 1re partie, 1894.

209) 1894. Giard et Bonnier. — Sur les Epicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques Copépodes symbiotes de ces Epicarides. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique,* t. XXV, 1895.

210) 1895. Hansen (H. J.). — Pycnogonider og Malacostrake Krebsdyr. Meddelelser om Grönland. 19e Hefte. Kjöbenhavn. 1896. (Phryxus, Gyge).

211) **1895**. Hansen (H. J.). — Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden. Plankton Expedition. Bd. 2, 1895.

212) **1895**. Ohlin (A.). — Bidrag til Kännedomen om Malakostrakfaunan i Baffin Bay och Smith Sound *Akademisk Afhandling*, XXII. Lund, 1895.

213) 1895. Ohlin (A.). — Additional note to: Bidrag til Kännedomen on Malakostrakfaunan i Baffin Bay och Smith Sound. *Zool. Anzeiger*, 1895, n° 492 (Phryxus).

214) 1895. Herdman (W. A.). — In second Report of the Committee on the Marine Zoology of the Irish Sea. *Reports Brit. Ass.*, 1894, printed in 1895. — Pleurocrypta nexa. Stebbing and others.

215) **1896**. Walker (A. O.) and Hornell (J.). — Report on the Schizopoda, Cumacea, Isopoda and Amphipoda of the Channel Islands. *Journal of Marine Zool.* and *Micros.*, vol. II, n° 7, 1896.

216) 1897. Scott (Th.). — Addition to the Fauna of the Firth of Forth. 15 th. *Annual Report of the Fishery Board for Scotland*, 1897.

217) 1897. Walker (A. O.). — Marine Zoology, Botany and Geology of the Irish Sea. *Brit. Assoc. Report*, 1896.

218) 1897. Hansen. — The Choniostomatidae, a family of Copepoda, parasites on Crustacea Malacostraca. Copenhague, 1897.

219) **1897**. Bouvier. — Les maladies des Crustacés. *Bulletin de la Société Centrale d'Agriculture et de pêche*, t. IX, 1897.

220) **1897**. Hansen. — The Isopoda. Rep. on Dredging operations etc. Exped. of the Albatross in *Bull. Museum Comp. zool. Harvard College*, t. XXXI, Gambridge, 1897, p. 12.

221) 1897. Lenz (H.). — Ergebnisse einer Reise nach den Pacific. Crustacea. *Zool. Jahrbuch. Syst.*, XIV, 1896-97.

222) **1897**. Caullery. — Branchiophryxus nyctiphanae n. g. n. sp. Epicaride nouveau de la famille des Dajidae. *Zoologischer Anzeiger*, n° 527, 1897.

223) **1897**. Scott (Th.). — Marine Fishes and Invertebrates of Loch Fyne. 15 th). *Annual Report of the Fishery Board for Scotland*, 1897.

224) **1898**. Sars (G. O.). — An Account of the Crustacea of Norway. *Bergens Museum*, vol. 2, Isopoda, 1898 et 1899.

225) 1897. Whitelegge. — The Crustacea of Funafuti (The Atoll of Funafuti: Ellice group, etc.). *Australian Museum Sidney*, Mem. III, 1897.

226) **1898**. Bonnier. — Sur un type nouveau d'Isopode parasite: Rhabdocheirus incertus n. g. n. sp. *Bull. de la Société d'entomologie de France* (à rapprocher des épicarides).

227) 1898. Calman. — On a collection of Crustacea from Puget Sound. *New York Acad.*, Sc. XI, 1898 (Pseudione Giardi).

228) **1898**. Gadeau de Kerville. — Recherches sur les Faunes Marines et Maritimes de la Normandie. 2e Voyage. *Bull. Soc. Amis des Sciences de Rouen*, 1898.

228 bis) **1898.** Sars (G. O.). — An Accouat of the Crustacea of Norway. Cumacea publié en 1898).

229) **1898.** Scott (Th.).— Report on the Marine and Freshwater Crustacea from Franz Joseph Land. Collected by M. W. Bruce of the Jackson-Harmsworsh Expedition. *Linn. Journ. Zoology,* vol. XXVII, 1908 (Dajus. Podascon).

230) 1899. Scott (Th.). — Notes on the recent gatherings of Micro-crustacea from the Clyde and the Moray Firth. 17 th. *Annual report of the Fishery Board for Scotland*, p. 226, 1899.

231) **1899.** Caullery et Mesnil. — Sur la morphologie d'un Epicaride parasite des Balanes (*Hemioniscus balani*. Buchholz). *Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris,* 13 novembre 1899.

232) **1899.** Richardson (H.). — Key to the Isopods of the Pacific Coast of North America, with description of twenty-two new species. *Proceedings U.-S. National Museum,* vol. XXI, Washington, 1899.

233) **1900.** Sars (G. O.). — Crustacea. The Norwegian North Polar Expedition 1893-96. Scientific results edited by F. Nansen. London 1900 (Dajus mysidis).

234) 1900. Wilson (H. V.). — Marine Biology at Beaufort. *Amer. Natur.,* XXXIV, Boston, 1900.

235) 1900. Richardson (H.). — Synopsis of North American Invertebrates. VIII The Isopoda. *American Naturalist,* XXXIV, 1900, Boston.

236) 1900. Richard. — Essai sur les crustacés considérés dans leurs rapports avec l'hygiène, la médecine et la parasitologie. Lille, 1900.

237) **1900.** Pérez (Ch.). — Sur un Epicaride nouveau. Crinoniscus equitans. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique,* t. XXXIII, 1900).

238) 1900. Bonnier (J.). — Contribution à l'étude des Epicarides. Les Bopyrinae. *Travaux de la Station zoologique de Wimereux,* t. VIII, 1900.

239) **1900.** Graeffe. — Ubersicht des Fauna des Golfes von Triest. V. Crustacea. *Arbeiten der Zool. Institut zu Wien.,* t. XIII, Heft I, 1900.

240) **1900.** Scott (Th.). — Notes en Some gatherings of Crustacea collected for the most part on board the Fishery steamer « Garland » in *Tcentieth Ann. Rep. of the Fish. Board for Scotland,* p. 403.

241) 1901. Ohlin (A.). — Arctic Crustacea collected during the Swedish Expeditions 1898 und 1899 under the Direction of Prof. A. G. Nathorst. *Bihang. till. K. Svenska. Vet. Akad. Handlingar,* Bd. 26, 1901.

242) 1901. Stebbing. — Giant ostracoda, old and new, Knowledge. XXV. (Cryptoniscus) 1901.

243) 1901. Lo Bianco. — Le pesche pelagiche abissali eseguite dal « Maia » nelle vicinanze di Capri. *Mitth. Zoolog. Stat. Neapel,* XV, 1901. (Branchiophryxus).

244) **1901.** Caullery et Mesnil. — Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchh. Epicaride parasite des Balanes. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique,* t. XXXIV, 1901.

245) 1901. Thompson Millett. — A new Isopod parasite on the Hermit Crab. *Bull. u. S. Fish Comm.,* XXI, 1901.

246) 1901. Gruvel. — Sur un Cryptoniscus parasite d'Alepas minuta (*Leponiscus alepadis*). *Soc. des Sc. Phys. et Nat. de Bordeaux*, 1901.

247) 1901. Richardson (H.). — Key to the Isopods of the Atlantic coast of North America, with descriptions of new and little known species. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, XXIII, 1901.

248) 1901. Scott (Th.). — Crustacea in : Fauna, Flora and Geology of the Clyde area. Glasgow meeting of the British Association, 1901.

249) **1901**. Scott (Th.). — Notes on gatherings of Crustacea collected for the most part by the Fishery steamer « Garland » and the steam trawler « St-Andreen » *in nineteenth. Ann. Rep. of the Fish. Board for Scotland*, p. 272.

250) **1902**. Norman. — Notes on the Natural History of East Finmark. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7e série, vol. X, 1902. Réimprimé en 1905 dans un volume comprenant les autres groupes animaux de la même région. Notes on the Natural history of East Finmark. London. Tailor and Francis, 1905.

251) **1902**. Scott (Th.). — Observations on the Food of Fishes *in Twentieth Ann. Rep. of the Fish. Board for Scotland*, p. 501.

252) 1902. Gruvel. — Les Cirripèdes. Expéditions du « Travailleur » et du « Talisman », 1903.

253) **1902**. Allen et Todd. — The Fauna of the Exe Estuary. *Journ. Mar. Biol. Ass.*, VI, 1902.

254) 1902. Thompson, Millet (T.). — A new Isopod parasitic on the hermit Crab. *Bull. U. S. Fish. Comm. Washington*, 1902.

255) **1903**. Stebbing. — South African Crustacea. Part. II. in Marine Investigations in South Africa. Department of Agriculture. Cape Town, 1903.

256) 1903. Richardson (H.). — Isopods collected in the Hawaiian Islands by the United States Fish Commiss. Steamer « Albatross ». *Bull. U. S. Fish. Comm.*, for. 1903. (*Entophilus omnitectus* n. g. n. sp. *Zonophryxus retrodens*. n. g. n. sp.).

257) 1903. Perez (Ch.). — Sur un Isopode parasite d'une Sacculina. in : *Procès-verbaux de la Société des Sc. Phys. et Nat. de Bordeaux*, 1903.

258) **1903**. Bonnier. — Sur deux types nouveaux d'Epicarides parasites d'un Cumacé et d'un Schizopode (Cumoniscus et Prodajus Lo Biancoi). *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences de Paris*, 1903, p. 102.

259) 1904. Breitfuss. — Expedition für wissenschaftlich-praktische Untersuchungen an den Murman Küste. Vorläufige berichte. Comité fur Unterstützung der Küsten Bevölkerung des Russischen Nordens. St-Pétersbourg, 1904 (Liriopsis).

260) **1904**. — Plymouth Marine Invertebrate fauna (pas de nom d'auteur) p. 245. *Journal of the Marine Biological Ass. Plymouth*, 1904.

261) **1904**. Stebbing. — Isopoda, with description of a new genus. The fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelago. *Gardiners*. Tylokepon.

262) 1904. Richardson (H.). — Contribution to the Natural History of the Isopoda. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, XXVII, Washington, 1904.

263) 1905. NORMAN. — Museum Normanianum. III. Crustacea. First (1886) and second Edition. Durham Th. Caldcleugh. Ed. 1905.

264) **1905.** RICHARDSON (H.). — Monograph of the Isopods of North America. Smithsonian Institution. *Bull. of U. S. Nat. Mus.*, n° 54, 1905.

265) 1905. RICHARDSON (H.). — Isopods of the Alaska Salmon Investigations. *Bull. U. S. Bureau of Fisheries,* XXIV, Washington, 1905.

266) 1905, PAULMIER (FR.). — Higher Crustacea of New York City. *Bull. New York State Museum,* 1905.

267) 1905. STEBBING. — South African Crustacea. III. Marine Investigations in South Africa, vol. IV. Cape Town, 1905.

268) 1906. NORMAN (A. M.) et SCOTT (TH.). — The Crustacea of Devon and Cornwall. Wisley and Son, London.

269) 1906. SCOTT (TH.). — Catalogue of Land, Freswater and Marine Crustacea found in the Basin of the Firth of Forth and its Estuary. *Proceedings Roy. Phys. Soc. Edinburgh,* vol. XVI, p. 141.

270) 1906. GIARD (A.). — Sur le Grapsicepon typus Duvernoy parasite du Grapsus strigonus. *C. R. Soc. Biol. Paris,* t. 61, 1905.

271) **1907.** CAULLERY. — Sur les Liriopsidae, Crustacés Isopodes parasites des Rhizocéphales. *Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris,* t. 144.

272) **1907.** CAULLERY. — La castration parasitaire produite sur les Rhizocéphales par les Cryptonisciens. *Comptes rendus de la Soc. de Biologie Paris,* t. 62, 1907.

273) **1907.** NORMAN. — Notes on the Crustacea of the Channel Islands. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* ser. 7, vol. XX, 1907.

274) **1908.** CAULLERY. — Recherches sur les Liriopsidae. *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel,* 18e ed., 4e Heft., 1908.

275) **1908**. STEBBING (TH.). — South African Crustacea. (Marine Investigations in South Africa). *Annals of the South African Museum.* Cape Town, 1908, vol. VI, part. IV.

276) 1908. RICHARDSON (H.). — On some Isopods of the Family Dajidae from the N. W. Pacific. *Proceedings U. S. Nat. Mus.,* 1908.

277) 1908. RICHARDSON (H.). — Description of a new Isopod genus of the family Dajidae. *Proceedings U. S. Nat. Mus.,* 1908.

278) **1908**. GILSON (G.). — Note sur un Épicaride nouveau parasite du *Gastrosaccus spinifer*. Goës. *Annales de la Société royale zoologique et Malacologique de Belgique,* t. XLIII, 1908.

279) 1909. GRIEG. — Croisière océanographique du duc d'Orléans dans la mer du Groënland en 1905. Invertébrés du fond. (*Bopyroïdes, Phryxus*) Bruxelles, Bulens, 1909.

Edmond BORDAGE
Docteur ès-sciences,
Chef de Travaux à la Sorbonne.

MUTATION ET RÉGÉNÉRATION HYPOTYPIQUE
CHEZ CERTAINS *ATYIDÉS*.

I. — PHÉNOMÈNES DE MUTATION

Au cours de l'année 1904, en opérant la révision de la collection des Atyidés du Muséum d'histoire naturelle, M. le professeur Bouvier était amené à penser que certains genres de ces Crevettes d'eau douce devaient donner naissance, par des mutations évolutives, à d'autres genres appartenant à la même famille, et il concluait que les *Atya* doivent descendre des *Ortmannia* et celles-ci des *Caridina*.

Désirant soumettre à l'expérience cette hypothèse, M. Bouvier m'engagea vivement à profiter de mon séjour à l'île de la Réunion pour entreprendre des recherches dans le but de vérifier si la forme décrite sous le nom d'*Atya serrata*, par Spence Bate (vol. XXIV, p. 699, pl. CXIX, fig. 2 et 2*a* de la publication du « Challenger »), ne représentait point une mutation de l'*Ortmannia alluaudi* Bouv.

Il est nécessaire de rappeler ici que le genre *Atya* se distingue du genre *Ortmannia* par des caractères essentiels : un fort accroissement de la taille, une exagération dans la lourdeur des formes et de grandes différences dans l'ornementation des pattes ambulatoires proprement dites. Mais la distinction porte avant tout sur la forme des deux premières paires

Fig. 1. — *Atya serrata* (Grandeur naturelle).

de membres thoraciques ou chélipèdes. Chez *Atya*, les pinces qui terminent ces membres sont fendues jusqu'à la base et divisées en deux doigts identiques munis d'un bouquet de très long poils (b^1, b^2, fig. 1-2). Les pinces d'*Ortmannia* ne présentent point cette remarquable particularité; le dactylopodite, ou doigt mobile, est inséré sur le bord supérieur du propodite, de sorte qu'il est plus court que ce dernier et forme une pince comprenant une partie palmaire, comme c'est la règle chez tous les Décapodes autres que les *Atya* (b^1, b^2, fig. 3-4). Des différences s'observent aussi dans la forme du carpe ou carpopodite, article qui supporte la pince. On se rendra facilement compte de ces différences en comparant les figures 2 et 4.

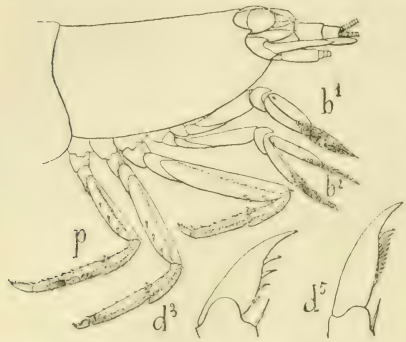


Fig. 2. — *Atya serrata* (× 3) (d'après E. L. Bouvier).

Les deux formes en question se trouvent réunies assez abondamment dans les différents cours d'eau à régime torrentiel de l'île de la Réunion, mais seulement dans la région montagneuse et relativement fraîche, à partir de 300 à 350^{m} d'altitude, et jamais dans la région basse et chaude du littoral.

Il est alors certain que, pour se placer dans des conditions d'expérimentation tout à fait favorables, il aurait fallu pouvoir organiser une petite installation provisoire dans cette partie montagneuse de l'île, en un endroit où les *Ortmannia* auraient été abondantes, et demeurer pendant plusieurs mois en cet endroit. La chose n'étant malheureusement pas réalisable, et cela pour de multiples raisons, je dus me résigner à tenter des essais sur le littoral, à Saint-Denis même; c'est-à-dire dans des conditions défectueuses au point de vue de la température.

Ayant pu me procurer deux femelles ovifères d'*Ortmannia alluaudi*, j'essayai d'abord d'obtenir l'éclosion de leurs œufs dans un petit aquarium de laboratoire; mais, étant donnée la température

très élevée qui règne sur le littoral de l'île pendant la saison chaude et humide, — celle pendant laquelle j'étais obligé d'expérimenter,

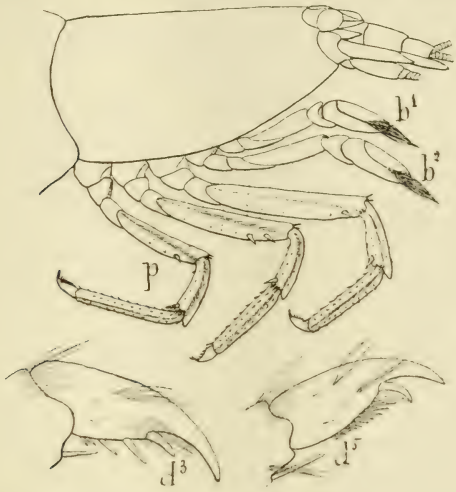


Fig. 3. — *Ortmannia alluaudi* (× 4) (d'après E. L. Bouvier).
Les dimensions de l'*O. Alluaudi* sont en réalité un peu inférieures à celles de l'*Atya serrata*.

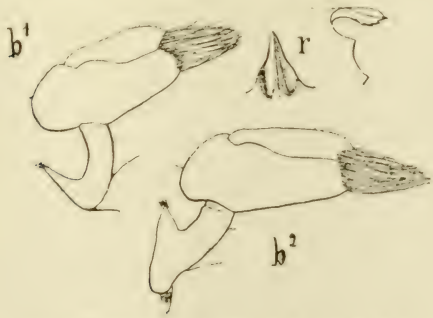


Fig. 4. — Pinces d'*Ortmannia alluaudi* (× 8) (d'après E. L. Bouvier).

puisque c'est précisément à ce moment de l'année que la ponte a lieu, — l'eau de l'aquarium perdit rapidement sa fraîcheur. Dans ces

conditions, les deux femelles d'*Ortmannia* ne tardèrent guère à succomber. Le jour qui précéda leur mort, chacune d'elles se débarrassa de ses œufs, en se servant pour cela de la dernière paire de pattes thoraciques. Les œufs ainsi détachés coulèrent au fond de l'aquarium, prirent une teinte orangée et entrèrent bientôt en décomposition.

Obligé de renoncer à ce procédé, je songeai alors à utiliser un petit bassin en maçonnerie, situé dans l'une des cages de la ménagerie du Musée de Saint-Denis, en un endroit frais. Ce bassin, de forme rectangulaire, mesure 2 m. de longueur sur 1 m. de largeur et 0 m. 30 de profondeur. Il est alimenté par l'eau de la canalisation de la ville. Avant chacune des expériences dont le détail va suivre, le bassin était complètement vidé et nettoyé, puis laissé à sec pendant quatre ou cinq jours; aucune trace d'humidité ne subsistant à ce moment, pas plus sur les parois que sur le fond.

L'eau de la canalisation était amenée par un tuyau de plomb muni d'un robinet rendant facile le réglage. L'orifice du robinet était coiffé d'une sorte de capuchon étroitement ajusté, formé par de la toile métallique à tamis présentant des mailles extrêmement serrées. De plus, cette toile métallique était doublée d'une couche de mousseline très fine. L'orifice du tuyau par lequel était entraîné le trop-plein du bassin était recouvert de semblable façon.

Entreprises dans ces conditions et avec ces précautions, mes expériences offraient toutes les garanties nécessaires, et je ne craignais point que me fût faite l'objection suivante: « Etes-vous certain qu'avant toute recherche le bassin ne contenait pas déjà de très jeunes *Atya* sous forme de larves ou de minuscules crevettes; ou bien, ces très jeunes *Atya* n'auraient-elles point été amenées du dehors au cours de vos expériences? »

Pour commencer, je ne pus me procurer qu'une seule femelle ovifère d'*Ortmannia alluaudi*. Cette femelle fut mise dans le bassin où, sur l'indication qui me fut donnée par quelques pêcheurs, elle reçut comme nourriture de la farine de maïs.

Peu de jours après, je remarquai, en un point du bassin où l'eau se trouvait alors vivement éclairée, de nombreuses larves. Avec un filet de fine mousseline j'en capturai une trentaine d'un seul coup, profitant ainsi de l'héliotropisme positif très net montré pendant les premiers jours qui suivirent l'éclosion. Cette première forme larvaire correspond au stade Zoé. Elle mesure de 2 mm à 2 mm et

demi environ. Entre les yeux proprement dits, on observe une petite tache pigmentaire noire, vestige d'un œil frontal médian. Parmi les appendices, il en est 5 paires très nettement visibles. Les deux premières paires représentent les antennules et les antennes ; les trois autres semblent correspondre aux pattes-mâchoires. Il est difficile d'apercevoir les appendices buccaux proprement dits (mandibules et mâchoires).

Six jours après la constatation de la présence d'une grande quantité de larves Zoé, je remarquai, à certaine heure de la journée où une région du petit bassin était vivement éclairée, un groupe de larves d'aspect nouveau, attirées par la lumière. Elles étaient peu nombreuses, une trentaine au maximum. Il n'était que trop évident qu'un grand nombre de larves Zoé avaient péri, et il devenait alors nécessaire d'éviter dorénavant tout sacrifice de spécimens de forme larvaire, destinés à servir à des descriptions complètes, puisque le but que je me proposais n'était pas, somme toute, une étude approfondie du développement embryogénique des Atyidés. Et, dans ces conditions, ne pouvant songer à détruire la moindre larve représentant ce deuxième stade, je dus me contenter d'en capturer provisoirement un petit nombre et de les examiner rapidement, après les avoir placées dans un verre de montre plein d'eau. Elles me parurent absolument identiques. Elles correspondaient au stade *mysis* et mesuraient de 5 $^{m}/_{m}$ et demi à 6 $^{m}/_{m}$. La tache pigmentaire frontale avait disparu et les yeux pédonculés avaient fait leur apparition. Le bouclier céphalothoracique présentait une pointe rostrale assez peu développée. Les appendices du céphalothorax étaient au nombre de 13 paires : une paire d'antennules, une paire d'antennes, une paire de mandibules, deux paires de mâchoires, trois paires de pattes-mâchoires et cinq paires de membres thoraciques.

Après avoir examiné ces quelques spécimens de larves au stade *mysis*, je les remis dans le bassin, pleins de vigueur.

Au bout de douze à quinze jours, je constatai qu'aux larves *mysis* avaient succédé de minuscules crustacés ayant revêtu l'aspect de crevettes proprement dites. Ils me parurent très peu nombreux. Avec de grandes précautions, je fis alors vider le bassin et je capturai ces crevettes. Il n'y en avait que sept ; elles mesuraient de 9 $^{m}/_{m}$ à 9 $^{m}/_{m}$ et demi environ et étaient toutes du type ortmannien. Je ne savais alors que conclure de cette première expérience, bien imparfaite, et c'est à ce moment surtout que je regrettais d'avoir prélevé

au début une trentaine de larves Zoé pour les fixer sur une lame de verre. C'est peut-être l'un de ces spécimens qui, s'il eût vécu, m'eût donné plus tard une preuve de la mutation soupçonnée. Mes regrets étaient d'autant plus vifs que, dans trois mois, il me fallait définitivement quitter la Réunion, et qu'il me restait, par suite, peu de temps pour mes recherches.

L'expérience fut alors reprise avec une nouvelle femelle ovifère d'*Ortmannia alluaudi;* elle se poursuivit d'abord sans encombre jusqu'au moment où la première forme crevette proprement dite venait de faire son apparition ; c'est-à-dire jusqu'au point où j'en étais arrivé pour la précédente expérience. Mais, avant que j'eusse pu récolter ces petits Crustacés, dont j'ignorais alors le nombre et la conformation en ce qui a trait aux chélipèdes, survinrent brusquement les pluies torrentielles du début de l'hivernage. Pendant près de trois semaines, ce fut un véritable déluge. En quelques heures, l'eau de la canalisation était devenue jaunâtre et boueuse, et il devait en être ainsi tant que durerait cette pluie diluvienne (1). Lorsqu'elle prit fin, des réparations à la canalisation étant devenues nécessaires, la circulation de l'eau fut interrompue pour plusieurs jours (2). Comme il régnait une chaleur torride, l'eau qui restait dans le bassin se trouva portée à une température pouvant être funeste à mes Crustacés, qu'il m'avait été jusqu'ici impossible de récolter dans un liquide tenant en suspension de l'argile délayée d'un jaune rougeâtre, et au sein duquel ils étaient devenus complètement invisibles. Je ne pouvais cependant différer plus longtemps le moment de les retirer du bassin, car je craignais que beaucoup n'eussent déjà péri. Je fis puiser toute

---

(1) Il ne faudrait point croire que ces pluies torrentielles avaient comme conséquences des inondations, à la suite desquelles l'eau d'une rivière quelconque serait venue se mêler à l'eau du bassin. Il n'en a jamais été ainsi.

(2) Ces perturbations étaient dues à ce que les argiles délayées et entraînées dans les conduites de distribution venaient peu à peu se déposer en certains points de ces dernières et les obstruer. Ces argiles, d'une coloration jaune rougeâtre, provenaient elles-mêmes de petits éboulements se produisant sous l'effet du ruissellement tout autour de l'endroit où sont captées les eaux qui alimentent la ville de Saint-Denis.

Les fines particules de ces argiles délayées parvinrent, à plusieurs reprises, à obstruer le petit tamis que j'avais fait placer à l'orifice du robinet qui amenait l'eau dans le bassin. Je dois dire que le nettoyage de ce tamis ne fut jamais opéré au-dessus du bassin. Dans sa partie terminale, c'est-à-dire sur une longueur d'environ 1 mètre, le tuyau de plomb à l'extrémité duquel était ajusté le robinet reposait librement sur le sol de la cage, de façon que le robinet vînt s'appuyer sur le bord du bassin, où il était maintenu et immobilisé entre quelques briques empilées. Grâce à la grande flexibilité du métal, il

l'eau que contenait ce réservoir. Il restait alors au fond une couche de boue rougeâtre atteignant plusieurs millimètres d'épaisseur. C'est au sein de cette boue fine qu'il me fallait chercher les petits Crustacés. Elle fut prélevée par petites quantités et soigneusement fouillée. J'y découvris 16 spécimens de crevettes se répartissant de la façon suivante :

1 *Ortmannia* au 1er stade crevette 2 *Atya* au 1er stade crevette	Longueur = 9m/m-9m/m.5
9 *Ortmannia* au 2e stade crevette 4 *Atya* au 2e stade crevette	Longueur = 14m/m-15m/m.5

Total : 16 spécimens, dont 10 *Ortmannia* et 6 *Atya*.

J'étais donc enfin arrivé à la constatation tant désirée : les femelles d'*Ortmannia alluaudi* peuvent donner naissance à de jeunes *Ortmannia* et à de jeunes *Atya*. L'hypothèse formulée par le professeur Bouvier se trouvait ainsi vérifiée.

Une expérience menée parallèlement, en utilisant un second bassin, dépendant de mon domicile particulier, tend à établir que les femelles d'*Atya* ne donnent naissance qu'à des *Atya* non mélangées à des *Ortmannia*.

Dans ce second bassin, je mis deux femelles ovigères d'*Atya serrata*. Après avoir prélevé quelques larves Zoé, le jour même où je prélevais dans le bassin de la ménagerie du Musée des spécimens de larves Zoé provenant de la ponte d'une femelle d'*Ortmannia*, je laissai le développement suivre son cours normal pendant près de 98 jours [1]. Je récoltai alors les crevettes au nombre de 27, toutes du type *Atya*. Sur ces 27 échantillons, il en était qui mesuraient 14-15m/m ; les autres mesuraient 18-19m/m. Les premières représentaient certainement le stade 2 de la forme crevette proprement dite, tandis que les autres en étaient déjà au stade 3, atteint depuis peu de jours.

Il ne me restait pas assez de temps pour renouveler cette expérience ; toutefois, l'hypothèse d'une hybridation entre Ort-

---

était facile de redresser le tuyau, puis de le reployer, de façon que le robinet fixé à son extrémité libre se trouvât alors porté à 1 mètre environ au delà du bassin, lorsque s'imposaient des nettoyages. A titre de curiosité, j'examinai avec soin la boue fine provenant de chacun de ces nettoyages. Je n'y trouvai point de larves de Crustacés. C'est seulement après que le capuchon formant filtre avait été remis en place que le robinet était ramené au-dessus du bassin et ouvert de nouveau.

[1] Je dois cependant dire que je capturai et gardai prisonnières pendant quelques instants, afin de les examiner, deux larves mysis, que je remis ensuite en liberté dans le bassin, car j'avais appris à éviter soigneusement tout sacrifice de larves.

mannies et Atyes, pouvant faire croire à des mutations qui, en réalité, n'existeraient pas, est combattue par le fait qu'en gardant en captivité un certain nombre de spécimens, il m'avait été impossible d'obtenir la fécondation de femelles d'Ortmannies par des mâles d'Atyes, lorsque j'obtenais sans difficulté la fécondation des Ortmannies femelles par des mâles de leur espèce. Il y aurait donc stérilité réciproque, et les causes, de nature physiologique, qui ont amené cette amixie entre Ortmannies et Atyes, seraient liées à la mutation elle-même.

J'ajouterai enfin que M. Bouvier (**1905**, p. 129) avait déjà réuni les arguments suivants pour combattre l'hypothèse de l'hybridation, au cas où elle eût été invoquée : « L'intervention de l'hybridation me paraît peu probable, d'abord parce que les phénomènes que je viens d'exposer n'ont rien d'analogue dans le règne animal, parce qu'ils sont d'une généralité beaucoup trop grande dans les espèces où ils se manifestent ; ensuite parce que, dans ces espèces, les variations irrégulières ne frappent jamais les individus du type supérieur et se manifestent seulement chez les autres ; ainsi les variations des pinces et des carpes sont grandes dans l'*Ortmannia alluaudi*, tandis qu'il est difficile d'en constater, même de très légères, dans les spécimens de mutation atyenne de cette espèce. Abstraction faite des caractères génériques, il y a une telle identité entre l'espèce et sa mutation qu'on éprouve quelque peine à croire que l'hybridation serait unilatérale [1], et d'ailleurs l'hybridation unilatérale aurait pour résultat de produire des individus très variés dans la mutation comme dans l'espèce génératrice (pp. 129-130) ».

Il ne semble exister aucune différence extérieure apparente entre les larves Zoé et Mysis des *Atya* et celles des *Ortmannia*. Il est cependant certain que les 16 œufs d'*Ortmannia* qui, lors de la deuxième expérience effectuée en utilisant le bassin de la ménagerie du Musée, m'avaient donné 10 *Ortmannia* et 6 *Atya*, n'étaient pas identiques. Leur protoplasma contenait déjà en puissance, comme celui des larves Zoé et Mysis qui en provenaient, les différences qui se sont seulement extériorisées lors de la première apparition de la forme crevette proprement dite.

---

(1) Par hybridation unilatérale il faut entendre le croisement de l'un des sexes d'une forme avec le sexe opposé de l'autre ; dans l'hybridation bilatérale les deux sexes des deux formes peuvent se croiser indifféremment.

Les faits observés sur *Ortmannia alluaudi* sont analogues à ceux que H. DE VRIES a signalés dans le règne végétal, chez l'*Œnothera lamarckiana* SER., mais ils suivent les règles de l'évolution naturelle du groupe et conduisent à la formation de types génériques distincts, au lieu de se limiter à l'établissement de ces subdivisions de l'espèce linnéenne auxquelles on a donné le nom de petites espèces ou d'espèces élémentaires, subdivisions qui correspondent à des sauts de faible amplitude.

Je tiens à dire ici que je ne crois pas qu'il soit possible d'établir une distinction absolue, une limite bien tranchée entre les fluctuations et les mutations. Je considère les unes et les autres comme étant dues à des changements dans le milieu environnant [1], et, pour exprimer nettement mon opinion à ce sujet, je ne pourrais mieux faire que de citer textuellement les paroles d'un maître regretté : « Dans la théorie des mutations je ne vois autre chose qu'un utile complément des doctrines lamarckiennes et darwiniennes..... Le caractère qui apparaît tout à coup dans une mutation n'est que la manifestation subite d'un état qui a pu lentement être préparé chez les ancêtres de l'individu où il apparaît. Pour obtenir une réaction chimique, pour faire virer la coloration d'un liquide, il faut souvent ajouter goutte à goutte le réactif, jusqu'au moment où, tout à coup, la réaction se produit et la coloration nouvelle apparaît. La mutation est le résultat d'un nouvel état d'équilibre dans l'organisme en variation. Tous les individus chez lesquels cet équilibre nouveau se prépare sont intérieurement

---

[1] Le climat de la Réunion a pu subir, à des époques relativement peu éloignées de la nôtre, des changements plus ou moins marqués, équivalant pour les organismes à des modifications de milieu et pouvant entraîner, par exemple, des variations dans la température des eaux douces. A ces variations dans le milieu auraient correspondu des variations des organismes. Nous pouvons admettre que, dans certains cas, tel celui de l'*Ortmannia alluaudi*, ces dernières variations, au lieu de se manifester extérieurement au fur et à mesure de leur production, se seraient successivement accumulées pendant de nombreuses générations pour s'extérioriser ensuite brusquement, en bloc, pourrait-on dire. Au nombre des caractères nouveaux ainsi apparus après ce lent travail de préparation interne, figurerait, chez la mutation atyenne, la conformation spéciale des chélipèdes, attribuable, comme d'autres modifications corrélatives, à quelque changement survenu dans le germen sous l'action du milieu.

Tout se ramène, en somme, à un changement dans la nutrition. Et, il en serait encore de même dans le cas des mutations provoquées chez les végétaux par des traumatismes : ces derniers ayant comme conséquence une nutrition plus active.

dans un état différent de celui de leurs ancêtres : ils sont en fluctuation interne et c'est là ce qu'on ne voit pas [1] ».

Il ne m'a pas été possible d'étudier de façon suivie les mœurs des Atyes ; mais, quelques indications qui m'ont été données par des pêcheurs de la Réunion, semblent nettement confirmer la supposition de M. Bouvier [**1905**, p. 110], qui leur attribue des habitudes fouisseuses très prononcées, leur permettant de se creuser des trous dans les berges des cours d'eau où elles vivent. Grâce à la conformation spéciale des pinces terminant leurs chélipèdes, elles seraient les représentants de la famille des Atyidés les plus aptes à fouir. Il est certain que le perfectionnement morphologique qui leur assure la supériorité sous ce rapport ne saurait être dû à l'excitation fonctionnelle, et les adversaires des théories lamarckiennes penseront probablement trouver là un argument décisif. A cela on peut cependant déjà répondre que, si cette modification ne doit pas être considérée comme le résultat de l'excitation fonctionnelle, il est néanmoins logique, ainsi que nous le disions précédemment, de l'attribuer à l'action indirecte d'une variation de milieu, et non point à l'intervention de quelque cause mystérieuse et surnaturelle. Nous pouvons ajouter, en outre, que, chez d'autres Crustacés décapodes, on connaît des exemples d'une modification morphologique subie par les chélipèdes sous l'influence directe d'un changement fonctionnel de ces membres. Il s'agit de l'apparition de la soudure du basipodite et de l'ischiopodite. Demoor a fortement insisté sur ce point en ce qui concerne les énormes pinces du Homard commun, et Herrick a pu suivre la modification en question chez le Homard américain *(Homarus americanus)*.

A sa naissance, la larve du Homard utilise tous ses membres thoraciques comme organes de natation. Le basipodite et l'ischiopodite ne présentent alors aucune trace de soudure. Ils sont réunis par une membrane articulaire et se meuvent librement l'un sur l'autre. Il en sera ainsi jusqu'à la quatrième mue. Après que celle-ci s'est effectuée, le genre de vie du jeune Crustacé change et les membres thoraciques ne sont plus exclusivement employés à la natation ; ils commencent à servir à la marche et la paire antérieure tend de plus en plus à être utilisée pour la préhension. C'est alors

[1] A. Giard. Les Tendances actuelles de la Morphologie. (*Conférence faite au Congrès des Sciences et des Arts de l'Exposition universelle de Saint-Louis* (*Etats-Unis*), le 21 septembre 1904). Bull. Sc. Fr. et Belg., 1905.

que l'on constate la disparition graduelle de l'articulation par calcification de la membrane articulaire. Il en résulte la soudure du basipodite et de l'ischiopodite qui deviennent immobiles l'un sur l'autre. La pince terminale qui, jusqu'ici, était de dimensions modestes, devient rapidement énorme par rapport au reste du membre. HERRICK a remarqué, en outre, que l'autotomie n'était possible qu'après la quatrième mue et que son processus se perfectionnait au fur et à mesure que la soudure du basipodite et de l'ischiopodite devenait de plus en plus intime ; la séparation primitive des deux articles n'étant plus rappelée que par le sillon annulaire qui persiste entre eux.

Ces observations sont évidemment du plus haut intérêt, puisqu'elles montrent nettement l'action de l'excitation fonctionnelle sur la structure d'un membre : à une modification de la fonction correspond une modification de l'organe et son adaptation à un rôle nouveau. Ici, l'apparition d'un nouveau *caractère de mécanisme* est due à un changement fonctionnel, ce qui est absolument conforme aux principes lamarckiens.

En résumé, nous voyons que, si la modification de la fonction précède, dans nombre de cas, la modification morphologique de l'organe, il est d'autres cas où la modification de l'organe et de son mécanisme précède la modification subie par la fonction. En ce qui concerne ces derniers, les doctrines lamarckiennes et darwiniennes semblent, au premier abord, être en défaut. Il y a cependant lieu de penser qu'il n'en est rien. Toutes les fois que la modification morphologique subie par un organe ne saurait être considérée comme une réponse directe à l'excitation fonctionnelle, il est du moins logique de supposer qu'elle est une réponse indirecte à un changement survenu dans les conditions de milieu. Elle devient de la sorte explicable à l'aide des doctrines en question, avec lesquelles les phénomènes de mutation ne sauraient être en contradiction, à moins qu'on ne cherche à les interpréter à l'aide d'arguments téléologiques, en invoquant des causes mystérieuses et par suite anti-scientifiques.

II. — PHÉNOMÈNES DE RÉGÉNÉRATION HYPOTYPIQUE.

Après avoir prouvé, par démonstration directe, l'existence des phénomènes de mutation chez l'*Ortmannia alluaudi*, je songeai à

la possibilité d'un élégante démonstration par voie inverse, basée sur les observations qui, lors de mes recherches sur la régénération chez les Orthoptères pentamères (Phasmides, Blattides et Mantides), avaient fait naître en moi l'idée que la partie régénérée doit, dans certains cas, se présenter sous une forme ancestrale existant souvent encore chez des espèces voisines de celles que l'on étudie. En d'autres termes, l'appendice reproduit correspondrait quelquefois, non pas à l'état d'équilibre stable réalisé dans l'espèce considérée, mais à un état d'équilibre précédent (généralement au maximum de stabilité immédiatement antérieur à celui de l'époque actuelle) [1].

Je me trouvais donc en présence d'une précieuse occasion de vérifier expérimentalement l'exactitude de cette hypothèse et de constater si la régénération des chélipèdes d'*Atya serrata* donnait des chélipèdes présentant la forme ortmannienne, c'est-à-dire la forme ancestrale (*Régénération hypotypique*, de Giard).

Ayant capturé quelques *Atya serrata*, je pratiquai sur elles l'amputation des chélipèdes, d'un seul côté du corps, en conservant

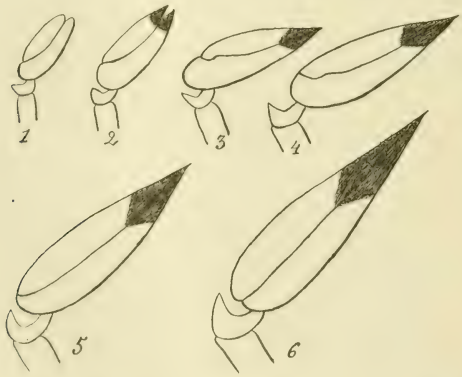


Fig. 5. — Différents stades par lesquels passe une pince d'*Atya serrata* en voie de régénération. De 1 à 5, cette pince a un facies nettement ortmannien ; au stade 6 seulement, elle a nettement recouvré la forme atyenne. (× 7).

comme témoins, comme termes de comparaison, ceux du côté opposé. Ces Crustacés furent ensuite gardés en captivité dans une

[1] Cf. Giard. *C. R. hebdomadaires Soc. Biologie*, 27 mars 1897, pp. 316-17.

petite cage de toile métallique immergée dans le bassin qui avait servi aux précédentes expériences. La faculté régénératrice étant très marquée chez les Atyidés, moins de quinze jours après j'observais sur ces spécimens mutilés la présence de petits membres régénérés. Ma satisfaction fut grande lorsque, comparant ces nouveaux appendices à ceux qui étaient demeurés en place, je constatai qu'ils n'étaient point construits sur le même type, mais sur le *type ortmannien*. Au lieu de se terminer par une pince fendue jusqu'à la base et formée par deux doigts d'égale longueur, ils présentaient un propodite et un dactylopodite de dimensions inégales, d'où il résultait une pince munie d'une région palmaire bien nette (fig. 5).

En examinant à des époques régulièrement espacées les progrès dans la croissance de ces membres en voie de régénération, je vis que la différence de grandeur entre le propodite et le dactylopodite tendait à s'atténuer peu à peu. Mais elle subsistait cependant plus ou moins, jusqu'au moment de la première mue venant après la mutilation. C'est seulement aux approches de cette mue qu'il s'opérait, sous le tégument, un « remodelage » de la pince ; de sorte que celle-ci, après exuviation, apparaissait définitivement construite sur le *type atyen*.

D'après ce qui précède, il est permis de dire que l'ablation des chélipèdes chez *Atya serrata* provoque une sorte de mutation régressive, partielle et transitoire, qui n'est autre chose qu'une régénération hypotypique [1].

On ne saurait donc douter de l'existence de cette forme de régénération. Pour ma part, je suis maintenant plus que jamais porté à croire que la tétramérie du tarse des membres régénérés chez les Orthoptères pentamères correspond au retour d'une disposition *ancestrale*, et non pas, comme le croyaient Bateson et Brindley, à l'apparition d'une structure nouvelle semblant indiquer qu'une espèce est en voie de formation, pas plus qu'à une manifestation de

[1] Il va sans dire que toutes les hétérémorphoses ne sauraient être considérées comme des régénérations hypotypiques. La substitution d'un organe antenniforme à un œil, chez certains Crustacés décapodes, par exemple, ne représente pas le retour d'une disposition ancestrale. On doit d'ailleurs ajouter que beaucoup de ces hétéromorphoses sont actuellement explicables par l'action du système nerveux (c'est ainsi que l'organe antenniforme vient remplacer l'œil quand il y a ablation du ganglion optique), ou par l'action modifiée de la pesanteur (expériences de Loeb sur les Hydraires), ou enfin, par l'action d'autres causes (phénomènes de corrélation, de régulation, d'hypertrophie compensatrice, etc.).

l'impuissance de la régénération à reproduire de façon parfaite la partie manquante ou de sa tendance à la simplification et à l'économie [1].

Il est intéressant de noter que, dans certains cas, la régénération hypotypique donne un appendice qui persistera avec sa forme ancestrale tant que vivra l'animal (cas des membres régénérés avec un tarse tétramère chez les Orthoptères pentamères) ; tandis que, dans d'autres cas, l'appendice régénéré perdra, après une ou plusieurs mues, son caractère atavique, et fera place à un appendice entièrement semblable à celui qui fut détaché du corps (cas des chélipèdes régénérés chez *Atya serrata*). Remarquons, d'ailleurs, qu'il existe, entre ces deux cas extrêmes, le cas particulier offert par un Orthoptère pentamère, le Bacille de Rossi (*Bacillus Rossii*). Chez ce Phasmide, les membres régénérés présentent, dans la grande majorité des cas, un tarse tétramère ; sur de très rares échantillons seulement ils se reforment avec un tarse pentamère. Or, chez un spécimen de cette espèce, Godelmann a pu constater qu'un membre régénéré avec un tarse d'abord tétramère, avait subi ensuite, sans mutilation aucune, un « remodelage » après lequel il était apparu avec un tarse pentamère lors de la mue suivante.

Ce dernier exemple vient nettement encore à l'encontre de l'hypothèse de l'impuissance partielle de la régénération à reproduire intégralement les parties manquantes ou de sa tendance constante à la simplification et à l'économie. En effet, on ne comprendrait guère pourquoi la régénération, après s'être conformée à ce principe

---

[1] Dans mon travail intitulé *Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes* (p. 363-64), j'ai fait connaître un certain nombre de résultats expérimentaux qui infirment l'hypothèse de l'impuissance relative de la régénération ou de sa tendance constante à la simplification et à l'économie. J'ai notamment cité plusieurs exemples où la partie régénérée, tout en présentant un caractère nettement atavique, est toutefois plus développée, plus compliquée ou plus riche en articles que la partie qu'elle remplace. Il n'est pas surperflu d'insister sur ce dernier point, car plusieurs auteurs, en Allemagne surtout, donnent quelquefois à l'expression *régénération hypotypique* un sens tout autre que celui que lui attribuait Giard lorsqu'il l'employa pour désigner toute régénération à caractère ancestral, sans s'occuper si les dimensions de la partie régénérée étaient inférieures ou supérieures à celles de la partie qu'elle remplaçait. Les auteurs auxquels je viens de faire allusion semblent n'avoir point compris le sens que Giard entendait donner au terme qu'il choisissait, puisqu'ils emploient ce terme pour désigner tout simplement une régénération produisant une partie toujours plus petite ou moins compliquée que la partie remplacée, une partie à laquelle ils refusent, pour la plupart, tout caractère atavique.

d'économie, s'en départirait ensuite pour devenir relativement prodigue en donnant un article complémentaire à un tarse qui, bien qu'il ne possédât d'abord que quatre articles, offrait cependant un fonctionnement tout aussi parfait [1]. On ne s'expliquerait pas facilement non plus pourquoi, chez le Bacille de Rossi, la régénération se montrerait alternativement économe et dépensière, ou bien ferait preuve d'une puissance tour à tour atténuée et entièrement recouvrée, de façon à reproduire, chez un *même individu*, des membres à tarse tétramère en même temps que des membres à tarse pentamère.

Après avoir étudié les phénomènes de régénération des chélipèdes chez *Atya serrata*, il était intéressant d'observer aussi ces phénomènes chez *Ortmannia alluaudi*.

Disons tout d'abord que, dans son travail sur les Atyidés, M. Bouvier (1905, pp. 69, 87) considère les *Ortmannia* comme provenant, par mutation évolutive, des *Caridina*. Il y a tout lieu de penser que l'expérience viendra confirmer cette hypothèse le jour où, aux îles Seychelles, quelque naturaliste pourra entreprendre sur la *Caridina apiocheles* Bouv. des recherches analogues à celles que j'ai effectuées, à la Réunion, sur l'*Ortmannia alluaudi*. C'est, en effet, cette Caridine que M. Bouvier considère comme capable de donner, par variation brusque, une forme ortmannienne, la mutation *edwardsi*.

Chez la *Caridina apiocheles*, comme chez toutes les Caridines, on constate, en ce qui concerne les chélipèdes de la première paire, que le carpe, ou article sur lequel s'articule la pince, tout en surpassant par ses dimensions celui des *Ortmannia* et des *Atya*, est cependant encore plus court que la pince elle-même (fig. 6, b^1). Cette dernière présente un propodite et un dactylopodite de longueur très inégale ; la partie palmaire est par suite encore plus développée chez les *Caridina* que chez les *Ortmannia*. Comme chez les autres Caridines également, le carpe des chélipèdes de la deuxième paire

[1] Les dimensions relatives des articles des tarses tétramères ne sont pas quelconques, mais elles correspondent, comme celles des articles des tarses pentamères à un état d'équilibre stable. Des mensurations précises prouvent que les 4 articles tarsiens d'un membre régénéré présentent entre eux des rapports numériques aussi constants que ceux offerts par les dimensions des articles du tarse pentamère normal. Ce dernier ne paraît pas avoir plus de souplesse que le tarse régénéré et la double griffe terminale est aussi parfaite dans un cas que dans l'autre.

est grêle et allongé et n'offre aucune excavation ou découpure (fig. 6, b^2). Or, chez un exemplaire que M. Bouvier considère comme

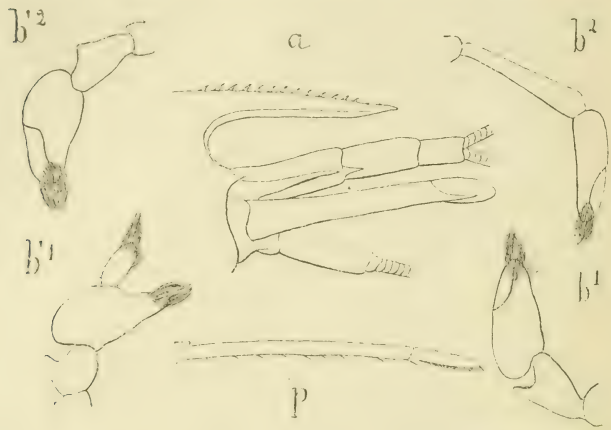


Fig. 6. — *Caridina apiocheles* (*a*, b^1, b^2, *p*) et sa mutation *edwardsi* (b'^1, b'^2). × 5 ½ (d'après E. L. Bouvier).

le résultat d'une mutation de cette Caridine, les chélipèdes de la deuxième paire (b'^2) sont presque identiques à ceux de la première (fig. 6, b'^1), par suite de l'augmentation en largeur de la pince et par la réduction du carpe. Ce spécimen présente donc les caractères essentiels du genre *Ortmannia* ; c'est une forme ortmannienne de la *Caridina apiocheles*.

Avant même d'avoir entrepris la moindre expérience sur la régénération chez *Ortmannia alluaudi*, il me semblait légitime de supposer que, chez les *Ortmannia* les plus typiques, c'est-à-dire chez celles qui paraissent très évoluées par le fait que leurs caractères génériques (et notamment la forme et les dimensions du carpe de leurs chélipèdes) diffèrent moins de ceux des *Caridina* que de ceux des *Atya*, la régénération des membres thoraciques des deux premières paires ne devait point donner des appendices à forme ancestrale caridinienne. Or, au nombre de ces formes les plus évoluées et les plus éloignées des Caridines par l'ensemble de leurs caractères morphologiques, figure précisément l'*Ortmannia Alluaudi*. Il semble incontestable, en effet, qu'une telle espèce, par

cela même qu'elle est arrivée à produire une mutation atyenne, doive figurer au premier rang parmi les formes ortmanniennes les plus évoluées, c'est-à-dire les plus éloignées de la souche caridinienne.

Mon hypothèse fut entièrement vérifiée en ce qui concerne *Ortmannia alluaudi:* chez cette espèce, les chélipèdes amputés sont ensuite régénérés *directement* sous la forme ortmannienne, c'est-à-dire sans qu'il y ait passage par un stade caridinien provisoire.

Si, toute *Ortmannia* qui donne une mutation atyenne doit être considérée comme très évoluée, très éloignée de sa souche caridinienne, et comme incapable, par suite, de donner une régénération hypotypique des chélipèdes, je pensai, par contre, que cette forme de régénération devait se constater chez les *Ortmannia* à type primitif n'ayant encore jamais donné de mutation atyenne. Et, il semblait indiqué de ranger au nombre de ces dernières les espèces qui, par divers caractères, et notamment par la forme allongée du carpe de leurs chélipèdes, se rapprochent le plus des *Caridina.*

Je ne pouvais songer à vérifier expérimentalement ce second point, car aucune de ces espèces d'*Ortmannia* à type primitif n'est représentée dans la faune de la Réunion.

Quelque temps après mon retour en France, j'ai cependant éprouvé grand plaisir à constater que ma supposition était fondée, et cela en parcourant un travail de Fritz Müller (1892, p. 164) sur un Atyidé du Brésil. L'auteur signale chez cette espèce, qu'il désigne sous le nom d'*Atyoïda potimirim,* un cas de régénération de chélipède et en donne un dessin. A l'examen de ce dessin, je fus vivement frappé de la ressemblance offerte par le membre en voie de régénération avec un chélipède typique de *Caridina,* par suite de la forme allongée et non échancrée du carpe et de la brièveté du dactylopodite. D'après Fritz Müller, que le hasard avait mis en possession du spécimen présentant cette particularité, cette forme de l'appendice ne fut que transitoire. L'illustre naturaliste allemand pensait que cette régénération devait offrir un caractère atavique ; mais, ainsi que l'indique la lecture de son mémoire, il ignorait à quelle souche ancestrale on pouvait songer à rattacher l'*Atyoïda potimirim.*

Je dois maintenant m'empresser d'ajouter que, d'après un auteur américain qui a étudié avec soin la classification des Atyidés, Mlle M. J. Rathbun, le nom générique d'*Atyoïda* doit tomber en

synonymie devant celui d'*Ortmannia : Atyoida potimirim* devient alors *Ortmannia potimirim* (1). Le Crustacé étudié par Fr. Müller serait donc en réalité une *Ortmannia*, et comme cette *Ortmannia* appartient nettement par ses divers caractères, notamment par la forme du carpe de ses chélipèdes, aux formes primitives, l'observation de cet auteur démontre, en définitive, que la régénération des chélipèdes est hypotypique chez ces formes.

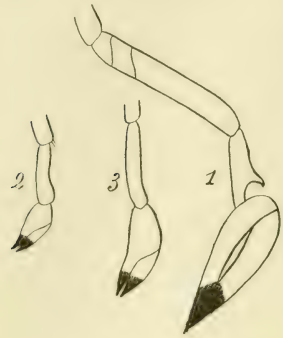


Fig. 7. — Régénération des chélipèdes chez *Atyoida* (*Ortmannia*) *potimirim*.
1 pince normale ; 2 pince en voie de régénération après mutilation, au début du processus (d'après Fr. Müller) ; 3 une pince normale de *Caridina* (*C. edulis*). × 5).

Il est intéressant de comparer le chélipède de l'*O. potimirim* à son premier stade de régénération avec un chélipède de Caridine : c'est ce que permet de faire la figure 7. La ressemblance est réellement frappante.

Pour résumer ce qui précède, nous pourrions dire que les régénérations hypotypiques donnant des chélipèdes à facies caridinien provisoire ne sont probablement observables que chez les *Ortmannia* relativement peu évoluées, n'ayant encore subi aucune mutation atyenne ; c'est-à-dire chez celles qui n'ont pas encore en quelque sorte commencé à dépasser le stade exclusivement ortmannien pour atteindre partiellement au stade atyen. Et, le fait que la régénération est ou n'est pas hypotypique fournirait peut-être un critère permettant d'établir si l'espèce ortmannienne sur laquelle on expérimente a donné une mutation atyenne.

---

(1) M. Bouvier (**1905**, p. 97) considère également l'*A. potimirim* de Fr. Muller comme étant une *Ortmannia* à type primitif. Dans le cas où, plus tard, une nouvelle révision de la famille des Atyidés l'engagerait à maintenir le genre *Atyoida*, il continuerait malgré tout à admettre que ce genre provient d'une mutation évolutive du genre *Caridina*. Les genres *Ortmannia* et *Atyoida* devraient alors être regardés comme étant très voisins et issus d'une même souche, le second de ces genres présentant toutefois des caractères plus primitifs que ceux du premier.

Enfin, il ne serait peut-être pas trop téméraire de supposer que, si, plus tard, certaines espèces du genre *Atya* commencent à leur tour à donner des formes nouvelles par mutation progressive, elles cesseront alors de régénérer leurs chélipèdes avec un aspect ortmannien provisoire, pour les régénérer directement sous l'aspect atyen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1904. Bouvier (E.-L.). — Sur le genre *Ortmannia* et les mutations de certains Atyidés. (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, vol. CXXXVIII, p. 446-49, 1904).

1905. Bouvier (E.-L.). — Observations nouvelles sur les Crevettes de la famille des Atyidés. (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, vol. XXXIX, 1905).

1908. Bordage (Edm.). — Recherches expérimentales sur les mutations évolutives de certains Crustacés de la famille des Atyidés. (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, vol. CXLVII, p. 1418-21, 1908).

1909. Bordage (Edm.). — Recherches expérimentales sur les phénomènes de régénération hypotypique chez certains Crustacés de la famille des Atyidés. (*Comptes rendus Acad. des Sciences*, vol. CXLVIII, 4 janvier 1909).

1892. Müller (Fritz). — O Camarão miudo do Itajahy. (*Atyoida potimirim*). (*Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, vol. VIII, 1892).

EXPLICATION DES PLANCHES.

Lettres :

A_1. Antennule.
A_2. Antenne.
An. Orifice anal.
App. cr. Appendice creux voisin de l'orifice postérieur de la poche ovigère.
Cav. ov. Cavité ovigère.
Cor. Appendice cornu du péréiosphène.
Cut. exuv. Cuticule exuviale.
Ex. A_1 Exopodite de l'antennule.
F. Point de flexion brusque du péréion.
Gn. Gnathopode.
L. a. Lobe antérieur.
L. ov. 1, 2, 3, 4, 5. Lames ovigères 1, 2, 3, 4, 5.
L. p. Lobe postérieur.
Md. Mandibules.
Mx ? Maxilles ?
Oc. Œil.
Ov. Ovaire.
Or. post. cav. ov. Orifice postérieur de la cavité ovigère.
P. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7. Péréiopodes.
Per. sph. 1. Péréiosphène 1 ou pièce triangulaire.
Pl. 1, 2, 3, 4, 5, 6. Pléopodes 1, 2, 3, 4, 5, 6.
Plr. Saillie pleurale.
R. lv. Rebord des lobes ventraux.
Rud. Rudiment.
S. l. ov. Suture des lames ovigères.
Tub. pl. 1, 2, 3, 4, 5. Tubercules pléaux.
Vent. Ventouse.
Ur. Uropodes.

Planche I.

Fig. 1. — *Gastrosaccus spinifer* Goes. La poche incubatrice est occupée par une femelle adulte du *Prodajus ostendensis.*

Fig. 2. — *Prodajus ostendensis* sp. n. Femelle adulte. Face ventrale. A2. Lentille inf. dévissée.

Fig. 3. — Le même de profil. Le mâle est visible sous le pléon.

Fig. 4. — Poche incubatrice d'un *Gastrosaccus spinifer* contenant une jeune femelle de *Prodajus ostendensis,* plusieurs mâles et des larves Cryptoniscium.

Fig. 5. — Portion de la cuticule ventrale du premier segment pléal d'un *Gastrosaccus spinifer* qui logeait une femelle adulte de *Prodajus ostendensis.* On y voit des perforations droites et obliques pratiquées par le stylet mandibulaire de l'Epicaride.

Fig. 6. — Région céphalique d'une femelle adulte. D4.

Fig. 7. — Femelle adulte. Portion de la région céphalo-péréiale qui suit immédiatement la plaque portant les péréiopodes. Elle fait partie de la surface interne de la cavité ovigère et appartient à la face ventrale. C'est la partie de cette face qui, dans la figure 13, regarde vers l'arrière.

Au milieu s'aperçoit le péréiosphène 1, triangulaire.

A gauche le gnathopode et la lame ovigère 1 sont supposés en place.

Le bord interne de la lame ovigère caliciforme (Voir à droite *L. ov. 1.*) recouvre un peu le bord de la lame triangulaire du péréiosphène. Son bord externe, échancré et bilobé est libre. Au-dessus on voit en *Cor.* l'appendice cornu du péréiosphène 1.

Plus bas les trois lames ovigères postérieures se voient dans leur position naturelle.

A droite on a séparé les pièces disséquées tout en respectant leurs rapports de position. A4.

Fig. 8. — Région céphalo-péréiale d'une femelle non adulte, face ventrale. La zone médiane est occupée par le péréiosphène 1 ou pièce triangulaire. Sur les côtés de cette pièce on voit le gnathopode *gn.* et la première lame ovigère *L. ov. 1.* et plus en dehors les 5 péréiopodes. A4.

Fig. 9. — Femelle adulte. Pléon et extrémité postérieure des lames ovigères sous lesquelles s'aperçoit l'orifice postérieur de la cavité ovigère. On y remarque les tubercules antérieurs du pléon ainsi que les appendices creux *app. cr.* qui sont situés à droite et à gauche de l'orifice. A2.

Fig. 10. — Larve Epicaridium 1, dihexapode, achète. L'imminence de la mue est indiquée par l'existence d'un revêtement cuticulaire mince autour des appendices. D4.

Fig. 11. — Larve Epicaridium 2, dihexapode, chétophore. D4.

Fig. 12. — Pléon de la même larve, montrant les 4 pléopodes bien développés, uniramés, et portant de longues soies.

Le 5e, *Pl. 5,* est rudimentaire et représenté par un prolongement à extrémité arrondie et sans soies. D4.

Fig. 13. — Dessin semi-diagrammatique représentant la section sagittale de la femelle adulte, à laquelle on a ajouté quelques organes latéraux, le gnathopode et les lames ovigères 1, 2, 3, 4, 5. La partie grisée figure la section du corps, son contour a été pris à la chambre claire, ainsi que celui des lobes, antérieur et postérieur du sac ovigère. A2 — lentille inf.

Elle montre bien la double flexion subie par le corps du *Prodajus.*

La première flexion est très brusque ; elle est indiquée par la lettre *F.* La partie antérieure à ce point est restée droite, elle porte les péréiopodes.

C'est elle qui est représentée vue de face fig. 8. Mais au niveau de ce point F le corps est si fortement plié que sa surface ventrale est devenue presque parallèle à celle de la partie portant les péréiopodes et regarde vers l'arrière.

La deuxième flexion est arrondie et intéresse tout le reste des parties axiales jusqu'au pléon. La partie incurvée forme comme la quille de la nacelle que représente la région ovigère du corps. A2 — lentille inf.

Fig. 14. — Femelle après le départ des larves dihexapodes. *Ov,* ovaire ; A1 — lentille inf.

Fig. 15. — Jeune femelle. Face dorsale montrant l'ovaire. A4 — lentille inf.

G. Gilson. Direxit

J. Singelée. ad nat. del. & lith.

PRODAJUS OSTENDENSIS sp. n.

IMP. L. MOUSSET. BRUXELLES

Planche II.

Fig. 16. — Larve Cryptoniscium, diheptapode, chétophore stade jeune. Noter la ventouse buccale ainsi que le septième péréiopode qui est plus long que les autres. A2.

Fig. 17. — A. Partie antérieure du corps d'un Cryptoniscium. Cette partie comprend la tête proprement dite, soudée avec le 1er métamère du péréion, portant le gnathopode, et avec le 2e métamère, portant la première paire de péréiopodes. Celle-ci est cachée sous la région et n'est pas visible dans le dessin. Noter la ventouse buccale, le prolongement mucroné de l'antennule et de l'antenne. D2.

B. Disque buccal vu de face montrant, dans le pédoncule les mandibules effilées. Echancrure de ce disque.

Fig. 18. — Premier péréiopode d'un Cryptoniscium. Le propodite est plus renflé et le dactylopodite est plus court que sur les appendices postérieurs. C'est le péréiopode qui est caché sous la tête dans la fig. 16, mais que l'on aperçoit un peu dans la fig. 23. D4.

Fig. 19. — Troisième péréiopode d'un Cryptoniscium. D4.

Fig. 20. — Septième péréiopode d'un Cryptoniscium. D4.

Noter le dactylopodite, en forme de griffe plus allongée qu'aux segments antérieurs et les trois faisceaux de poils du propodite faisant opposition au dactylopodite.

Fig. 21. — Première paire de pléopodes d'un Cryptoniscium. D4.

Fig. 22. — Uropodes d'un Cryptoniscium. D4.

Fig. 23. — Larve Cryptoniscium plus âgée que celle de la fig. 16. Elle est un peu plus grande. Le pigment oculaire s'est étiré vers l'arrière en une longue bande courbe. A4.

Fig. 24. — Partie antérieure du corps, de la larve précédente A4.

Fig. 25. — 1re phase. Larve Cryptoniscium en mue. Elle est déjà dihexapode ; c'est donc une femelle.

La cuticule de la partie moyenne du corps a déjà sauté et est tombée, tandis que les deux extrémités sont encore enfermées dans leur gaîne.

En avant, noter la ventouse et en arrière les pléopodes portant des soies. Ces productions appartiennent à la cuticule exuviale.

Le pléon, à l'intérieur de la gaîne, se montre déjà dépourvu d'appendices, sauf les uropodes qui sont très courts.

Remarquer que le septième péréiopode, si développé chez le Cryptoniscium est supprimé lors de cette mue qui signale la fin de la période larvaire, progressive, et le début de période régressive.

Fig. 26. — 1re phase. Jeune femelle immédiatement après la mue post-Cryptoniscienne. Elle est dihexapode et achète.

Fig. 27. — 1re phase. Jeune femelle au même stade que la précédente, mais vue de face. L'étui cuticulaire du pléon, avec les gaînes des pléopodes et leurs soies s'est tourné de côté et est prêt à tomber.

Cas exceptionnel : le septième péréiopode n'a pas été supprimé pendant la mue. Malgré cette persistance anormale il est certain que ce n'est pas un mâle. Comparer avec les fig. 35, 36 et 37.

Fig. 28. — 1re phase. Jeune femelle un peu plus avancée, vue de trois quarts. Dihexapode. Il n'y a pas encore de gnathopode ni de péréiosphène. A2.

Fig. 29. — 2e phase. — Jeune femelle plus avancée. Elle est déjà dipentapode. Cependant il reste encore un rudiment du sixième péréiopode. P_6. *rud.* Le gnathopode *Gn.* a apparu sous la forme d'une protubérance. Au-devant de celle-ci, il y en a une autre plus grêle, qui paraît représenter une maxille.

Le petit dessin annexe représente plus fortement grossis, le gnathopode et le rudiment de maxille. Le péréiosphène existe également. Le premier segment du pléon porte déjà un prolongement pleural. *plr.* Des protubérances impaires existent déjà sur le pléon. A2.

Fig. 30. — 2e phase. Jeune femelle plus avancée. Il reste encore un sixième péréiopode rudimentaire. *P. 6. rud.* Persistance accidentelle.

Les gnathopodes, les rudiments maxillaires et le péréiosphène sont plus visibles que précédemment. Sur les côtés de la région péréiale il y a déjà deux crêtes qui sont la première ébauche de la cavité ovigère. Le premier segment du pléon porte deux prolongements pleuraux *plr.* plus développés que précédemment. Noter les cinq protubérances pléales.

Fig. 31. — 3e phase. Femelle plus avancée, les parties latérales se développent et la cavité ovigère s'établit. Les lames ovigères manquent encore.

L'incurvation de la partie axiale est à son début dans la région antérieure. A2.

Fig. 32. — 4e phase. Stade ultérieur. Les lames ovigères ont apparu. On voit en *L. ov. 1.* la première lame, lame déjà bilobée en bas, en *L. ov. 5.* la cinquième longeant le bord de la paroi latérale du sac ovigère. Les gnathopodes ont déjà pris une forme lamellaire. Le péréiosphène commence à s'aplatir. Les prolongements pleuraux *plr.* du premier segment pléal sont très développés et divergents. A2.

Fig. 33. — 4e phase. Le même individu vu de profil. La région portant les péréiopodes reste dirigée en avant, mais au niveau du cinquième une flexion très brusque s'est produite et la région située en arrière de ce point s'est également fléchie en s'arrondissant. Voir la fig. 13. La métamérisation est encore nette. Cependant le premier métamère péréial s'est fusionné en avant comme au stade Cryptoniscium.

Une ligne pointillée indique le contour de la région au delà du point de flexion, tel qu'il se présentait vaguement par transparence. A2.

Fig. 34. — 5e phase. Stade ultérieur. La cavité ovigère commence à se fermer par rapprochement de ses bords. On aperçoit sur ceux-ci les trois lames ovigères postérieures. Noter la deuxième lame, très rudimentaire et qui est presque toujours introuvable chez l'adulte.

En *per. sph.* on aperçoit la pointe du péréiosphène dont la lame triangulaire ne se voit pas parce qu'elle appartient à la partie de la région qui est au delà du point de flexion *F* de la fig. 13, et regarde vers l'intérieur de la cavité.

Le gnathopode et la lame ovigère antérieure affectent déjà leurs rapports définitifs. La lame a déjà pris une forme complexe ; son lobe externe s'engage déjà sous la série des péréiopodes.

Noter le mâle attaché à la face ventrale du pléon. A1.

Fig. 35. — Larve Cryptoniscium mâle en mue. La portion moyenne de la cuticule exuviale est déjà tombée, mais le fourreau de la tête et du pléon sont encore en place.

La ventouse buccale existe encore, de même que les gaines cuticulaires des pléopodes. Le pléon dépourvu de pléopodes, sauf les uropodes, s'aperçoit grâce à la transparence de l'enveloppe. A4. (Noter que le grossissement est plus fort que celui de la série des figures 25 à 35 qui était A2).

Fig. 36. — Mâle encore en mue post-Cryptoniscienne. La gaine de la partie antérieure est encore en place et porte encore la ventouse, *vent.* Tandis que celle du pléon est déjà tombée. Le pléon est encore nettement segmenté. Il porte deux longs uropodes, *ur.* et sur le cinquième segment on aperçoit un tubercule très peu saillant qui n'est autre qu'un rudiment pénial encore très faible.

Fig. 37. — Mâle adulte. Dans le but de rendre l'aspect de sa face dorsale on l'a redressé et aplati sous un couvre-objets. Il ne prend jamais cette forme, mais se tient constamment enroulé comme on le voit dans la fig. 38.

Le premier péréiopode ne se voit pas. Il est caché sous le segment qui le porte, lequel est fusionné avec la tête comme chez le Cryptoniscium, et n'est indiqué que par un très léger sillon.

La segmentation du pléon est complètement effacée.

Noter les yeux. Il y en a 4, mais les antérieurs sont allongés et semblent prêts à se diviser encore comme ceux de la jeune femelle. A4.

Fig. 38. — Mâle adulte. De profil et dans sa position naturelle. Le premier péréiopode s'aperçoit un peu sous le premier segment péréial fusionné. Plus de ventouse. A4.

Fig. 39. — Mâle adulte. Face inférieure de la région correspondant à la tête proprement dite des Crustacés, fusionnée avec : 1° le segment péréial portant le gnathopode ; 2° le deuxième segment péréial portant le premier péréiopode.

Le premier péréiopode *P. 1.* est étendu et détourné de sa position naturelle qui est défavorable à l'examen des détails de la face inférieure de la région. Grâce à ce déplacement on peut voir en *Gn* deux tubercules, arrondis du côté interne et pointus du côté externe, qui parraissent être les gnathopodes.

Un peu plus en avant et en dehors il y a deux minimes saillies que nous n'avons pu distinguer que rarement et qui sont peut-être des vestiges des maxilles.

Tout en avant, se voient les antennes A_2, à 5 articles, les antennules A_1 en forme de tubercules épineux, le gnathosphène qui forme la partie inférieure du bec aplati, et enfin les mandibules *Md* un peu plus grosses que chez les femelles. A4.

FIG. 40. — Antennule du mâle plus fortement grossie et montrant ses deux lobes épineux. D4.

G. Gilson, Direxit

J. Singelée, ad nat. del. & lith.

PRODAJUS OSTENDENSIS. sp. n.

IMP. I. MOUSSET BRUXELLES

L. BLARINGHEM

LA PARTHÉNOGÉNÈSE DES PLANTES SUPERIEURES.

Chapitre I. — HISTORIQUE ET DÉFINITIONS.

La parthénogénèse végétale, c'est-à-dire la formation de graines fécondes sans la production préalable d'une cellule œuf, résultant de la fusion de deux cellules sexuées, est une notion qui est apparue et s'est développée avec la notion de sexualité végétale. Déjà Camerarius dans sa lettre célèbre sur le sexe des plantes (*De sexu plantarum epistola,* 1694) reconnaît que dans ses essais de castration du Maïs il obtient, malgré l'absence de pollen, le développement de graines fertiles sur les épis latéraux femelles. Un siècle plus tard Koelreuter, puis Conrad Sprengel montrent bien la possibilité du transport du pollen à de longues distances soit par les insectes, soit par le vent ; mais, à la même époque, les expériences de Spallanzani (1767-1779) relatives à la parthénogénèse du Chanvre, de l'Epinard, des Courges font autorité et, malgré le démenti donné par Volta, on invoque encore ces faits pendant toute la première moitié du dix-neuvième siècle en faveur de la possibilité accidentelle, il est vrai, de la production de graines sans fécondation. Aussi, les progrès accomplis par Amici, Brongniart, Richard Brown, Unger, Naegeli et Hoffmeister dans la détermination du mécanisme de la fécondation des plantes n'ont pas suffi pour frapper de discrédit les expériences et les observations plus ou moins rigoureuses de Henschel (1817-1818), de Lecoq (1827) de Girou de Buzareingues (1827-1833), de Ramisch (1833-1838), de Bernhardi (1834-1839), de Tenore (1854), de Gasparini (1846) et de Naudin (1856).

Quelques-unes des plantes citées par ces auteurs sont encore actuellement l'objet de recherches patientes qui semblent plus ou

moins en faveur d'une véritable parthénogénèse ; il n'est donc pas inutile d'en dresser la liste et d'indiquer les cas les plus douteux.

a) Plantes dioïques.

Bryonia dioïca d'après Naudin (confirmé en 1904 par Bitter),

Cannabis sativa d'après Camerarius, Spallanzani, Henschel, Girou de Buzareingues, Bernhardi et Naudin,

Datisca cannabina d'après Wenderoth et Fresenius (très douteux),

Lychnis dioïca d'après Henschel et Girou de Buzareingues,

Mercurialis annua d'après Lecoq, Ramisch, Naudin et Thuret,

Pistacia narbonensis d'après Bocconi et Tenore,

Spinacia oleracea d'après Spallanzani, Lecoq et Girou de Buzareingues.

b) Plantes monoïques.

Cucurbita Melopepo, C. Citrullus et autres espèces d'après Spallanzani, Sageret et Henschel,

Ficus Carica d'après Gasparini,

Urtica pilulifera d'après Henschel (très douteux).

Les observations auxquelles ces plantes furent soumises ont été souvent minutieuses. On ne peut que louer le soin avec lequel Spallanzani, Girou, Naudin, Gasparini, Thuret ont évité l'apport de pollen en isolant et en castrant les plantes étudiées ; les descriptions soignées que ces auteurs donnent au sujet des conditions de culture montrent bien qu'il s'agit d'expériences sérieuses.

Toutefois, il est une particularité commune à toutes ces plantes qui peut avoir faussé les expériences. Il est fréquent d'observer des individus hermaphrodites dans les espèces dioïques citées plus haut et l'hermaphroditisme affecte principalement les plantes femelles. Tantôt les fleurs femelles sont accompagnées de très petites fleurs mâles, tardives et à peine visibles (*Cannabis, Mercurialis, Spinacia, Urtica*), dont la présence était signalée dans la lettre de Camerarius intitulée *De Spinachia et Urtica androgynis* (1698), tantôt les fleurs d'une plante en apparence femelle sont en partie hermaphrodites comme il m'a été possible de le reconnaître sur certaines lignées monstreuses de Chanvre et d'Epinard (1907 et 1908). La transmission héréditaire de cette anomalie, plus ou moins accusée suivant les lignées, montre que les résultats des essais peuvent avoir été très différents selon les cas. Ainsi, en 1791,

DE MARTI répéta les expériences de SPALLANZANI et montra la présence d'étamines sur des plantes prétendues femelles de Melon d'eau, de Chanvre et d'Epinard. Il assure n'avoir jamais obtenu de graines fertiles quand il a pu enlever toutes les étamines, ce qui est très difficile, ajoute-t-il.

Pourtant LECOQ, dont les essais sur la fécondation des plantes et sur la production des hybrides sont justement célèbres, affirmait encore en 1827 que les plantes qui ne peuvent fleurir qu'une fois, comme l'Epinard, le Chanvre et la Mercuriale annuelle, donnaient des graines fertiles sur des pieds strictement femelles et isolés. Par contre, dans la même série d'expériences, les pieds femelles et vivaces du *Lychnis dioïca*, qui peuvent fleurir à plusieurs reprises ont toujours été stériles après isolement. RAMISCH et NAUDIN ont confirmé plus tard les faits signalés par LECOQ. D'après RADLKOFER (1857), THURET a répété cette expérience avec plein succès à Cherbourg en isolant des pieds femelles dans une chambre qui n'a pas été ouverte pendant tout l'été. Or ces savants, qui ont contribué à établir la généralité de la sexualité végétale, ne peuvent être accusés de partialité.

Il faut aussi se demander si les graines ainsi obtenues sont fertiles. CAMERARIUS, dans la lettre *Ova Mercurialis subventanea* (1691), avait signalé que les ovaires des Mercuriales femelles grossissent sans fécondation préalable et contiennent des graines vides qui ont au premier abord l'aspect de graines normales; elles sont souvent d'un blanc jaunâtre et ne renferment ni endosperme, ni embryon. Il en est de même pour les Epinards et j'ai observé l'an dernier fréquemment le même fait sur des épis de Maïs isolés à l'intérieur de sacs de papier parcheminé (BLARINGHEM-1909). Le gonflement de l'ovaire sans fécondation est rare dans le Maïs, mais se répète dans certaines lignées qui sont toujours les mêmes; de plus les stigmates, qui ont d'ordinaire une croissance de longue durée pour les épis non fécondés, se fanent dans ce cas de bonne heure. Cette objection aux prétendus cas de parthénogénèse fut faite par FR. GAERTNER à propos des essais de WENDEROTH et de FRESENIUS relatifs au *Datisca cannabina*; car FRESENIUS n'a ni disséqué, ni fait germer les graines qu'il a obtenues et celles que WENDEROTH a envoyées à GAERTNER ne renfermaient pas d'embryon.

*
* *

2. Discussion de quelques cas douteux.

Il n'est pas rare qu'on ait opposé à des expériences faites avec la plus grande rigueur scientifique des essais contradictoires qui ont rarement été l'objet des soins pris dans l'étude des faits observés pour la première fois. De plus, dans la plupart des cas, les essais ont porté sur un matériel différent et on n'a pas tenu compte de l'importance capitale des tendances différentes de diverses lignées de la même espèce systématique. Les connaissances plus exactes que nous possédons actuellement sur les espèces élémentaires et sur les lignées pures montrent que toutes les observations citées plus haut, favorables ou défavorables à la parthénogénèse végétale, peuvent être exactes, quoique contradictoires en apparence.

Les observations de Regel et de Schenk par exemple ont fait rejeter les expériences de Naudin et de Lecoq ; elles n'apportaient cependant pas d'autre argument que celui invoqué cinquante ans plus tôt par de Marti, c'est-à-dire la présence fréquente de fleurs mâles sur des pieds en apparence femelles de *Mercurialis* et de *Spinacia ;* cette objection a été prévue par tous ceux qui ont parlé de parthénogénèse des végétaux supérieurs.

Föcke (1890) termine une étude très importante sur les hybrides par l'exposé d'une curieuse observation faite sur *Bryonia dioïca* L. Une plante femelle et isolée de cette espèce ne donna aucun fruit pendant tout l'été ; mais, à l'automne, plusieurs baies parvinrent à maturité. Les graines semées donnèrent plusieurs plantes femelles qui se distinguaient de la plante mère par l'abondance des fruits formés à grande distance de toute plante mâle. Le doute émis par Föcke sur la valeur de ce fait semble disparaître avec les observations de Bitter (1904). Il plaça, dans une serre, une plante femelle de Bryone dont les fleurs ne fournirent aucun fruit pendant la période de floraison ; mais plus tard, il put récolter quelques baies bien formées, dont neuf graines germèrent et donnèrent des plantes, toutes mâles cette fois.

De même W. Krüger (1908) a réussi à isoler une lignée parthénogénétique et femelle de *Mercurialis annua*. En 1901, Krüger observa, dans des pots où se développaient d'autres plantes, quelques pieds femelles de Mercuriale portant de nombreux fruits à graines fertiles. Ces graines, développées en l'absence de plante

mâle, furent projetées spontanément sur les mêmes pots et les pots voisins où elles ne donnèrent en 1902 que des plantes femelles. Ces remarques déterminèrent Krüger à faire des cultures soignées; il récolta les graines de quelques Mercuriales et les sema en serre sur de la terre stérilisée. Cette lignée a donné jusqu'ici des plantes presque toutes femelles. Les individus mâles, très rares, ont été enlevés avant l'épanouissement des fleurs et le seul individu hermaphrodite observé n'a fourni aucune graine. On ne peut s'empêcher de rapprocher ces expériences des observations de Thuret sur la même plante.

Le Figuier, étudié par Gasparrini, puis par Treub, semble bien présenter des particularités analogues. D'après Solms-Laubach (1882) le *Caprificus* ou Figuier sauvage serait une race dont les inflorescences ne renferment le plus souvent que des fleurs fertiles mâles, mais parfois aussi des fleurs femelles qui donnent rarement des graines mûres, car, dans la grande majorité des cas, elles se transforment en galles renfermant les larves du *Blastophaga grossorum*. Le Figuier sauvage aurait donné par une culture prolongée le Figuier proprement dit ou *Ficus Carica* dont les inflorescences ne portent que des fleurs femelles. Fritz Müller au contraire a repris l'hypothèse de Linné à savoir que le *Caprificus* est la forme mâle et le *Ficus Carica* la forme femelle d'une seule et même espèce. L'étude de plusieurs espèces de *Ficus* exotiques a conduit Solms-Laubach à adopter cette dernière manière de voir (1885). Le *Blastophaga* est l'agent de la pollinisation; développé dans l'inflorescence mâle du Caprifiguier, il pénètre dans les inflorescences femelles du Figuier pour y déposer ses œufs et il apporte le pollen qu'il laisse sur les stigmates. Par castration parasitaire, l'espèce polygame (à pieds monoïques et femelles) est devenue dioïque.

Gasparrini (1846) avait remarqué à plusieurs reprises la production de graines de *Ficus Carica*, à embryons bien développés, sans l'intervention d'insectes. Pour empêcher leur pénétration dans le réceptacle il a obturé avec de la gomme, de l'argile ou une autre matière visqueuse l'ouverture de la figue encore fort petite et avant que l'insecte du Caprifiguier ne commence à sortir des fruits de cet arbre. Malgré cette précaution, les figues tenues closes parvenaient à maturité et renfermaient un grand nombre de graines fécondes. Quant à l'objection possible qu'il pouvait se trouver accidentellement quelques fleurs mâles parmi les fleurs femelles du réceptacle du

Figuier, Gasparrini affirme qu'il n'a jamais trouvé de fleur mâle, pas plus dans les figues qu'il avait closes que dans les autres figues tardives. L'examen des écailles de l'entrée du réceptacle, des pédoncules des fleurs, des replis du fruit n'ont jamais offert rien qui ressemblât à du pollen et put en remplir les fonctions fécondatrices.

A la demande de Solms-Laubach, ces expériences furent reprises à Naples par Mayer et Valiante et n'ont pas donné de résultats décisifs ; il se pourrait que les difficultés matérielles aient faussé les expériences de Gasparrini, mais cependant quelques graines mûres furent obtenues par Mayer et Valiante sans l'intervention reconnue de Blastophages. La parthénogénèse du Figuier cultivé reste donc douteuse, mais elle acquiert une grande vraisemblance après les recherches de Treub sur des figuiers exotiques.

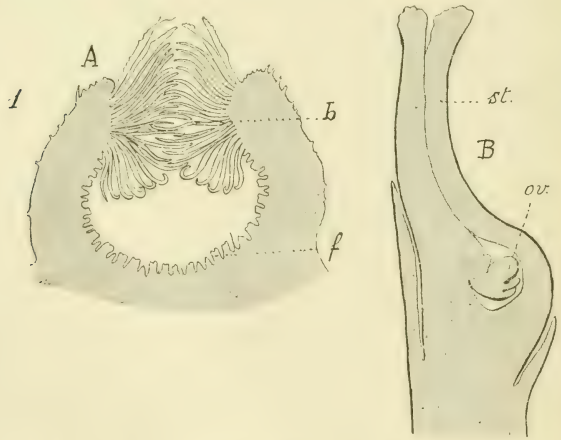


Fig. 1. — A. Coupe de l'inflorescence femelle du *Ficus hirta* ; *b*, bractées qui protègent l'entrée de la jeune figue entre lesquelles on retrouve les ailes brisées des Blastophages qui y pénètrent ; *f*, jeunes fleurs femelles dont la description détaillée est fournie par la fig. B ; *st.*, style, *ov.*, jeune ovule dont les téguments sont à peine esquissés. (d'après Treub, 1902).

En 1902, Treub a publié les résultats de son étude de l'organe femelle et de l'embryogénèse de plusieurs Figuiers de Buitenzorg. Il y fut conduit par un fait signalé par Cunningham concernant le *Ficus*

Roxburghii du jardin botanique de Calcutta dont les inflorescences femelles produisent jusqu'à dix ou douze mille embryons, bien qu'on n'y trouve qu'un ou deux insectes. Le petit nombre de grains de pollen qu'ils apportent et dont on peut constater un commencement de germination ne permet pas d'expliquer la fécondation d'un aussi grand nombre d'ovules. D'ailleurs, CUNNINGHAM n'a observé dans *F. Roxburghii* ni oosphère, ni synergides, ni antipodes et l'embryon résulterait du développement anormal de cellules du tissu nucellaire. La piqûre de l'insecte, qui est nécessaire pour le développement du fruit, n'aurait d'autre effet que de provoquer le développement des tissus du réceptacle comme s'il était une galle.

Les études de TREUB concernent le développement des embryons du *Ficus hirta*, espèce polymorphe assez répandue à Buitenzorg. Le réceptacle est recouvert, même jeune, par des bractées et des écailles entre lesquelles doit se faufiler l'insecte pour entrer dans la figue. (fig. 1, A) et les fleurs femelles serrées présentent un calice à 4 pièces et un ovaire à long stigmate renfermant un ovule redressé (fig. 1, B). La cellule mère du sac embryonnaire se divise très rapidement en trois ou quatre cellules dont l'inférieure représente le sac embryonnaire. L'auteur insiste sur le cloisonnement de l'épiderme du nucelle qui forme une sorte de coiffe analogue à celle que MÜRBECK a décrit pour les *Alchimilla* (fig. 2, A et fig. 14, page 153); il n'a pu reconnaître l'existence d'une réduction chromatique. La formation des cellules du sac embryonnaire est

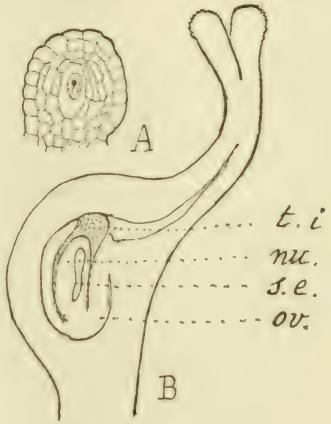


FIG. 2. — A. Ovule du *Ficus hirta*, au centre duquel on aperçoit la cellule mère du sac embryonnaire avec un gros noyau; l'épiderme a quelques cellules divisées par des cloisons transversales; — B. Coupe d'ovaire mûr du *Ficus hirta* dont l'ovule *ov.* présente un sac embryonnaire allongé, comprimé dans le nucelle *nu.*; le tégument interne *t. i.* par sa prolifération a obturé le micropile. (d'après TREUB, 1902).

normale dans ses traits généraux, mais les noyaux polaires se fusionnent de très bonne heure.

C'est à ce stade que les Blastophages femelles (probablement *Blastophaga javana* Mayr), mis en liberté dans les inflorescences du Caprifiguier, vont en quête de jeunes figues pour y déposer leurs œufs. Ils sont couverts de pollen qu'ils laissent en grande partie sur les écailles protectrices des réceptacles où parfois ils meurent emprisonnés. C'est d'ailleurs par erreur qu'ils pénètrent dans les inflorescences femelles, puisque leurs œufs ne s'y développent point. Treub a pu suivre à la loupe le travail de l'insecte qui se pose successivement sur un grand nombre de stigmates qu'il essaie en vain de percer. Il laisse sur les stigmates un nombre de grains de pollen suffisant pour effectuer la fécondation de la majorité des fleurs.

A cette époque, la croissance des bords du tégument interne de l'ovule a fermé complètement le micropile (fig. 2, B); avec beaucoup de peine, on trouve çà et là quelques grains de pollen ayant germé sur les papilles du stigmate. Tandis que dans un nombre plus ou moins grand d'ovules, il n'y a encore que le noyau secondaire unique, d'autres ovules présentent à sa place deux, quatre ou même huit noyaux d'albumen (fig. 3, A). Sur 367 ovules fixés à un stade convenable, dont plus du quart avait un noyau secondaire multiple indiquant une division, *nulle part* Treub *n'a réussi à voir le moindre tronçon de tube pollinique.* Or, l'oblitération précoce du micropile par un tissu sans méats doit permettre de reconnaître la présence du tube pollinique sans trop de difficultés, s'il existait. Le nombre des coupes examinées a dépassé 2.750. On pourrait objecter que le tube pollinique a pu pénétrer dans le sac embryonnaire avant le stade étudié; mais Treub observe côte à côte des sacs avec des noyaux secondaires uniques et d'autres avec des noyaux à albumen multiples. Les nombreuses recherches sur la double fécondation (Guignard, 1901) ont montré que la division nucléaire qui donne naissance à l'albumen suit de très près la fusion des noyaux générateurs avec l'oosphère et les noyaux secondaires. Dans le *Ficus hirta*, les noyaux de l'albumen se déplacent et certains viennent très près de l'oosphère commençant à se diviser et lui forment une sorte de collerette (fig. 3, B, C, D). D'ailleurs, la division de ces noyaux est très rapide et semble se faire par une mitose réduite ou raccourcie.

Aussi TREUB conclut que l'embryon du *Ficus hirta* est le résultat d'un développement parthénogénétique, et cela malgré le fait que l'on trouve des grains de pollen germant sur les stigmates.

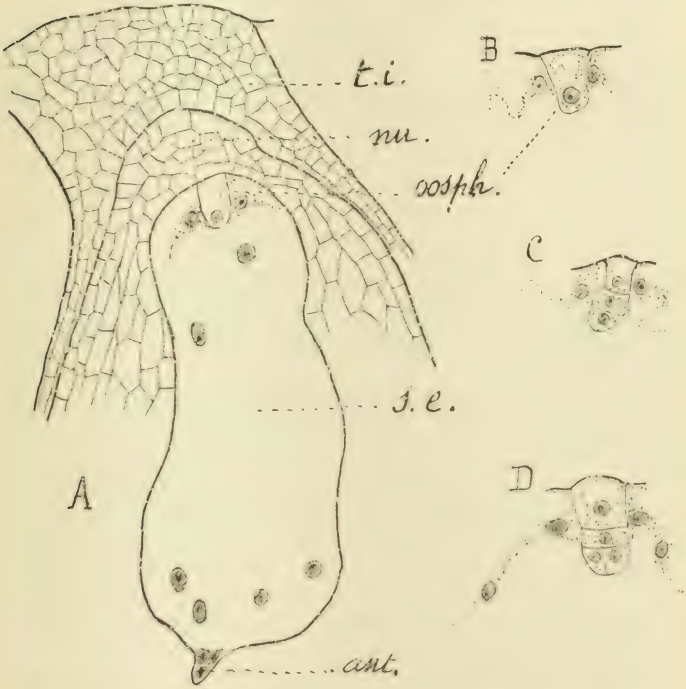


FIG. 3. — Coupe d'ovule du *Ficus hirta* montrant le tissu du tégument interne *t. i.* obstruant le micropile, le nucelle, *nu.* et le sac embryonnaire *s. e.* dont l'oosphère *oosph.* est seule bien délimitée. Les antipodes *ant.* sont en voie de régression et l'albumen a commencé sa division probablement parthénogénétique. La figure A correspond à un stade où l'oosphère n'a pas commencé à se diviser tandis que l'on observe 8 noyaux d'albumen. Ceux-ci se multiplient et viennent se disposer en couronne autour de l'oosphère qui se divise sans être fécondée (fig. *B, C, D*) [d'après TREUB, 1902].

Dans le même mémoire, TREUB fournit aussi des indications sur les particularités du sac embryonnaire de *Ficus hirta, F. Roxbur-*

ghii et *F. Ribes*, particularités qui montrent que les processus de la différenciation sexuelle de ces formes voisines est très différente selon les cas. De même GUIGNARD (1900) a longuement insisté sur les variations inattendues de l'appareil sexuel femelle de *Tulipa sylvestris* et de *Tulipa Gesneriana*. Cette dernière a un sac embryonnaire analogue à celui du Lis, tandis que *T. sylvestris* comme *T. Celsiana* offrent des cellules indifférenciées et réparties irrégulièrement, si bien qu'on y distingue mal l'oosphère des synergides et des antipodes.

*
* *

3. SEXUALITÉ ET PARTHÉNOGÉNÈSE.

Avant de passer à l'examen d'autres cas plus nets et mieux connus de parthénogénèse végétale, il n'est pas mauvais de tirer une conclusion des faits énoncés et de préciser le but de cette étude en limitant le sujet.

La croyance à la parthénogénèse des végétaux supérieurs a été acceptée par la plupart des botanistes jusque vers le milieu du siècle dernier. A cette époque, les découvertes d'AMICI, de MOHL, d'HOFFMEISTER et d'autres précisaient les conditions de formation de l'œuf des Phanérogames ; les travaux de THURET sur les *Fucus*, du comte LESZCZYC-SUMINSKI sur les prothalles de Fougères, d'HEDWIG sur les Mousses, de NAEGELI sur les Vaucheries montraient la généralité de la sexualité végétale. Les exemples de parthénogénèse cités étaient d'autre part invoqués par les partisans de la théorie opposée. Les faits, si précis soient-ils, importent peu lorsqu'ils s'opposent à une loi générale ; on a nié leur existence.

Il est bien évident que la parthénogénèse des végétaux supérieurs est exceptionnelle ; mais l'étude des exceptions permet souvent de mieux connaître le mécanisme des phénomènes plus communs. Tout porte à croire que la fécondation a pour effet de changer les conditions de nutrition de la cellule sexuelle femelle, oospore ou oosphère, qui, par suite de modifications du protoplasma ou du noyau (réduction chromatique), a perdu les qualités d'assimilation et de croissance. Nous possédons des exemples nombreux de pertes de caractères qui entravent l'assimilation et le développement. Les plantules albines qui naissent parfois en grand nombre dans certaines

lignées de plantes panachées (*Humulus*) ou tératologiques (Maïs à plantules albines) ont perdu la qualité de développer la chlorophylle indispensable à la fixation du carbone ; on réussit à prolonger leur vie de quelques semaines et même à leur faire atteindre une taille double en les cultivant sur des solutions riches en glucose (BLARINGHEM, 1907). Il se peut même que, dans certaines conditions, le pigment vert disparu en apparence se développe avec intensité lorsqu'on donne aux êtres albinos une alimentation convenable. L'algue panachée étudiée récemment par W. J. BEYERINCK (*Chlorella variegata*) est complètement dépourvue de pigment lorsqu'elle croît dans la sève mousseuse de l'Orme piqué par un insecte, le *Cossus ligniperda :* cultivée en tubes stériles, sur des bouillons de bière gélatinée, elle reprend peu à peu sa couleur verte et forme en quelques semaines des plages vertes bordées de blanc jaunâtre comparables à certaines feuilles d'Erable panaché.

Nous abordons ici le problème de la signification physiologique de la sexualité et les expériences de MAUPAS sur le rajeunissement des Infusoires ciliés par la fusion de cellules provenant de lignées différentes nous montrent que la copulation sexuelle correspond à la mise en activité de qualités assimilatrices que ne possédaient pas les éléments sexuels isolés. Or, CALKINS a établi que la copulation de cellules provenant de lignées différentes pouvait être suppléée par la copulation de cellules dérivées d'une même lignée pourvu que ces cellules se soient développées et multipliées dans des milieux nutritifs différents [1].

Revenant aux végétaux supérieurs, nous sommes amenés à interpréter les cas de parthénogénèse accidentelle ou constante comme correspondant à des variétés, stables ou instables, possédant la qualité, que n'avaient pas leurs ancêtres, de former des oosphères capables de croître et de se diviser sans l'excitation préalable due à l'addition d'un des noyaux mâles du tube pollinique. On a de

---

[1] GIARD a souvent insisté (1899 et 1903) sur le phénomène de nutrition additive des gamètes et je renvoie le lecteur à l'étude de son beau mémoire où il expose les idées les plus nettes sur ce sujet. Les expériences de BATAILLON, de DELAGE, de LOEB sur la parthénogénèse des animaux ne rentrent pas dans le cadre de cette étude ; elles montrent que la cellule sexuelle femelle a, dans tous les cas normaux, perdu la qualité d'assimiler et que, dans quelques cas particuliers, la présence de substances plus ou moins bien définies, provoque la réapparition de la qualité latente d'assimilation et provoque le développement parthénogénétique.

nombreux exemples de perte ou de réacquisition de caractères morphologiques qui définissent des variétés et qui correspondent à des changements dans le processus physiologique de la croissance des cellules. Les variétés d'arbres à port pleureur ont des branches qui ne sont plus sensibles au géotropisme négatif ; les variétés dites fastigiées, parce que leurs rameaux sont disposés en balai, montrent au contraire un excès de sensibilité au géotropisme négatif. Les variétés de Maïs, de Pois à grains sucrés ont perdu la qualité de transformer les sucres de l'albumen en amidon ; autrement dit, les diastases coagulantes n'entrent pas en activité au moment du dépôt des réserves dans l'albumen. Pourquoi n'existerait-il pas des variétés, des lignées parthénogénétiques ?

Les variétés vivipares portent des fleurs régulièrement métamorphosées en rosettes de petites feuilles qui se détachent et multiplient l'individu. Beaucoup d'auteurs prétendent que certains facteurs externes, la température élevée, la sécheresse favorisent le déploiement de ce caractère, mais on ne peut nier que plusieurs espèces de Graminées (*Poa*, *Aira*, *Phleum*) ainsi que toutes les espèces du genre *Allium* sont particulièrement affectées par cette anomalie. De même, dans les fleurs, certaines pièces florales avortent fréquemment ; les étamines des fleurs d'Orges et de Blés qui s'épanouissent durant une période de grande sécheresse sont rarement fertiles ; il en résulte un avortement plus ou moins complet des grains et la présence d'épis ébréchés. Johannsen (1903) a montré que ce défaut héréditaire parfois, caractérise alors certaines lignées ; plus ou moins accusé selon les années, il est toujours sensible à un certain degré pour diverses sortes pures. D'après Johannsen la sélection ne peut ni atténuer, ni augmenter cette tendance, mais seulement conduire à l'isolement de quelques lignées possédant ce défaut à un degré constant. La cause de l'avortement du pollen dans ces cas d'épis ébréchés d'Orges peut être homologuée à celle qui entraîne la stérilité des hybrides d'espèces différentes ; j'en donnerai ailleurs la démonstration.

Admettant l'hypothèse de l'existence de lignées, de variétés ou d'espèces élémentaires parthénogénétiques, nous sommes conduits à limiter notre étude à celle des végétaux supérieurs, en raison même de l'absence de concordance dans la signification des mots *caractères spécifiques* et *variabilité*, appliqués aux végétaux inférieurs et aux végétaux supérieurs. On a trop insisté à mon avis dans

ces dernières années sur l'enchaînement des êtres, et surtout, sur la complication croissante des éléments sexuels à mesure qu'on s'élève dans la série des formes végétales. Sans doute, en ne tenant compte que des exceptions, on peut présenter une série ininterrompue de cas transitoires entre la reproduction de l'Amibe et la double fécondation du Lis. Il n'en est pas moins vrai qu'on pourrait avec tout autant de raisons classer les végétaux en deux grandes séries, suivant qu'ils possèdent ou ne possèdent pas de la chlorophylle, et grouper les Bactéries, les Champignons, les Orchidées saprophytes, les Cuscutes et les Orobanches dans un même embranchement.

Les principes de la classification naturelle des végétaux reposent sur les affinités multiples des groupes et non sur une telle ou telle particularité sexuelle ou végétative. La classification de Linné, adoptée actuellement, repose sur la constitution de la fleur, c'est-à-dire sur la spécialisation des organes qui portent les éléments sexuels ; elle a mis en évidence les liaisons naturelles des formes et elle traduit, pour les végétaux supérieurs, la phylogénie. La spécialisation des archégones et des anthéridies dans les Mousses et les Cryptogames vasculaires, des oosphères et du pollen dans les Phanérogames est identique pour les différentes familles d'un même embranchement ; la complication et la différenciation des éléments sexuels, croissantes depuis les Mousses jusqu'aux Dicotylédones correspondent sensiblement à l'évolution phylogénétique des végétaux supérieurs.

Il n'en est plus de même si l'on étudie les Thallophytes ; la complication extrême de la formation des éléments sexuels chez les Floridées et des spores de certains Ascomycètes ne correspond à la complication de la sexualité des végétaux supérieurs que par les mêmes mots employés dans les deux cas pour traduire des faits différents. Massart (1905) reconnaît que « les modes de sexualité et de mortalité des organismes inférieurs ont pris naissance un grand nombre de fois et peuvent être identiques dans des lignées qui ne sont nullement apparentées. » Qui peut nier l'existence d'une parenté des Mousses entre elles, des Fougères, des Gymnospermes, des Dicotylédones, des Monocotylédones entre elles, alors qu'il suffit de décrire la différenciation des éléments sexuels d'un type, pour que cette description soit valable pour toutes les formes des mêmes classes.

*
* *

4. Division du sujet. Définitions.

L'élimination des Thallophytes de cette étude limite le sujet à l'examen de la *parthénogénèse accidentelle*. On ne connaît en effet d'exemple précis de parthénogénèse artificielle, ou parthénogénèse provoquée expérimentalement, que chez les Algues et quelques Champignons. Les recherches de Klebs (1896) sur le développement sans fécondation des gamètes d'Algues du groupe des Conjuguées *(Spirogyra, Zygnema)*, des Desmidiacées *(Cosmarium, Closterium)*, les observations de divers auteurs sur les Dictyotacées sont résumées avec soin par Winkler (1908) dans un mémoire important auquel je renvoie le lecteur. Il y trouvera aussi l'exposé de quelques recherches sur la parthénogénèse des champignons du groupe des Saprolégniées. L'ensemble de ces cas paraît rentrer dans la parthénogénèse générative ou *vraie parthénogénèse*, comprenant le développement de gamètes possédant la moitié du nombre des chromosomes des cellules végétatives. Il n'en existe pas d'autres exemples suffisamment précis pour qu'il en soit question ici, et par conséquent, on ne trouve, chez les végétaux supérieurs, rien qui ne puisse être comparé à la parthénogénèse artificielle des animaux, mise en lumière par les travaux de Bataillon, de Delage, et de Loeb.

Avec Winkler, nous pouvons adopter la division des cas de formation d'embryons sans fécondation préalable, en groupes définis ainsi :

I. **L'APOGAMIE** ou développement d'un Sporophyte (plante feuillée sauf Mousses) à partir des cellules végétatives du gamétophyte (sac embryonnaire ou prothalle) se décompose en :

a) **Apogamie somatique**, résultant de cellules ou de complexes de cellules qui possèdent le nombre double de chromosomes caractéristique de la plante feuillée.

b) **Apogamie générative**, résultant des cellules ne possédant que le nombre réduit de chromosomes des cellules sexuées.

II. La **PARTHÉNOGÉNÈSE** ou développement d'un sporophyte à partir de l'oosphère se décompose en :

c) **Parthénogénèse somatique**, lorsque l'oosphère offre le nombre double de chromosomes caractérisant la plante feuillée.

d) **Parthénogénèse générative,** lorsque le noyau de l'oosphère n'a que le nombre réduit de chromosomes.

D'après ce qui a été dit plus haut, nous ne connaissons aucun cas de parthénogénèse générative chez les végétaux supérieurs et il n'en sera plus question ici. On pourrait adopter pour l'étude des autres cas de développement parthénogénétique les subdivisions en paragraphes correspondant aux titres *a*), *b*), *c*), mais nous aurons l'occasion de voir que des formes de plantes très voisines offrent indifféremment l'un ou l'autre mode de développement. Il paraît plus naturel d'examiner ensemble les modifications sexuelles des espèces de mêmes familles qui présentent dans leur production anormale d'embryons des analogies ou des différences saillantes.

Avant de le faire, il n'est pas sans intérêt, au point de vue historique comme au point de vue documentaire, d'examiner deux cas de production d'embryons hors du sac embryonnaire. L'exemple du *Caelebogyne*, qui a été l'objet d'une étude approfondie de Braun peu de temps après la découverte de la parthénogénèse des Abeilles par von Siebold (1856), fut pendant longtemps le seul exemple de parthénogénèse cité chez les végétaux supérieurs.

Chapitre II. — BOURGEONNEMENT. APOGAMIE DES CRYPTOGAMES.

5. Bourgeonnement des Annexes embryonnaires.

La doctrine de la parthénogénèse végétale a été généralement admise pour des cas très spéciaux après les belles recherches d'Alexandre Braun sur le *Chara crinita* Wallr., algue marine polymorphe et assez répandue sur les côtes d'Europe, et sur une Euphorbiacée américaine le *Cœlebogyne ilicifolia* (1857). Le *Chara crinita* donne en abondance des organes qui évoluent en spores malgré l'absence totale d'anthérozoïdes et ce résultat, confirmé récemment par Migula (1897), semble unique pour les différentes espèces de la famille des Characées.

Par contre, on a reconnu que le *Cœlebogyne ilicifolia* (fig. 5) ne présente pas une véritable parthénogénèse des gamètes femelles ; la production de graines fertiles sans fécondation préalable est le résultat d'un bourgeonnement de tissus d'origine nucellaire. L'importance historique du fait, qui fut pendant longtemps le seul bien établi, nous force à l'exposer avec quelques détails. A. Braun raconte l'histoire de cette plante dans les termes suivants (1857, p. 232) :

« En 1829, Allan Cunningham envoya au jardin de Kew trois pieds d'un petit arbrisseau rabougri, à feuilles de Houx, dont il ignorait même la famille, et qu'il avait trouvé croissant abondamment dans les forêts, le long du Brisbane, rivière qui se jette dans la baie de Moreton. Peu après leur arrivée à Kew, ces plantes donnèrent des fleurs femelles qui firent reconnaître en elles une Euphorbiacée. J. Smith donna d'abord à l'espèce le nom de *Sapium ilicifolium*, auquel il substitua ensuite celui de *Cœlebogyne ilicifolia* (mot hybride formé de *cœlebs*, célibataire et de γυνή, femme ou femelle). La première communication sur cette espèce curieuse fut faite à la Société Linnéenne de Londres, le 18 juin 1839. Ce qui avait particulièrement attiré sur elle son attention, c'est qu'elle donnait des graines parfaites dont on fit avec succès plusieurs semis successifs, bien que l'examen le plus attentif ne put y faire découvrir ni fleur mâle, ni organe quelconque producteur de pollen.... Les données ont été confirmées par plusieurs habiles observateurs et, aujourd'hui,

vingt-sept années d'observations ont montré le *Cœlebogyne* toujours semblable à lui-même.

» Les observations faites au jardin de Berlin sont entièrement conformes à celles de Kew. M. Al. Braun a même poussé la précaution jusqu'à en transporter un pied dans sa chambre afin de pouvoir en suivre le développement presque sans interruption. L'étude attentive des graines a montré que beaucoup d'entre elles, quoique paraissant extérieurement bien conformées, ne renferment qu'un albumen raccorni et pas d'embryons, tandis que d'autres sont parfaites de tout point et embryonnées. »

L'ovule de la plante, pendant et anatrope, renferme à l'intérieur de deux téguments un nucelle dont le sac embryonnaire étroit et allongé occupe la plus grande partie de la longueur. Deux vésicules embryonnaires pourvues chacune d'un noyau sont visibles à la partie supérieure du sac tandis que, dans le reste du sac, des cellules libres

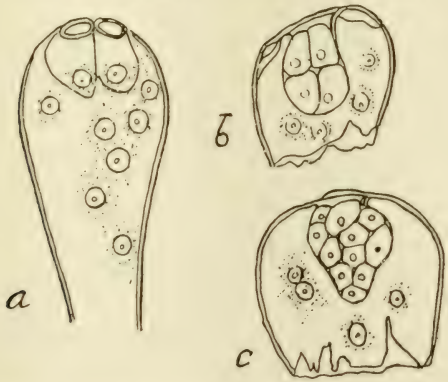


Fig. 4. — Développement parthénogénétique de l'embryon du *Cœlebogyne ilicifolia*. *a*, portion supérieure du sac embryonnaire avec 2 vésicules qui tiennent fortement à sa voûte; *b*, partie supérieure du sac montrant la naissance d'un embryon, (on y reconnait le repli en doigt de gant du sac refoulé); *c*, jeune embryon à un stade plus développé (d'après A. Braun, 1856).

et distinctes commencent à se multiplier et produisent l'albumen (fig. 4, *a*). L'une des deux cellules fixes supérieures se divise en un court suspenseur unicellulaire, tandis que sa portion inférieure par suite de divisions transversales et longitudinales donne l'embryon.

Parfois aussi, on observe trois vésicules embryonnaires au sommet du sac. Dans un cas, DEECKE a observé un tube pollinique venant boutir à un sac embryonnaire déchiré en deux parties dans la préparation, mais BRAUN, qui n'a pas trouvé de pollen, suppose que ce tube pollinique est dû à la germination d'un grain de pollen d'une autre espèce. RADLKOFER à Kew trouva à la même époque (1857) un seul stigmate, sur 21 pistils examinés, auquel tint un grain de pollen qui d'ailleurs ne germait pas. Par contre, il n'a vu aucun tube pollinique dans les ovaires plus avancés où les deux tiers des ovules ont présenté le développement de une, deux ou même trois vésicules embryonnaires du sommet du sac. On observe donc à la fois la parthénogénèse et la polyembryonie dans le *Cœlebogyne ilicifolia*.

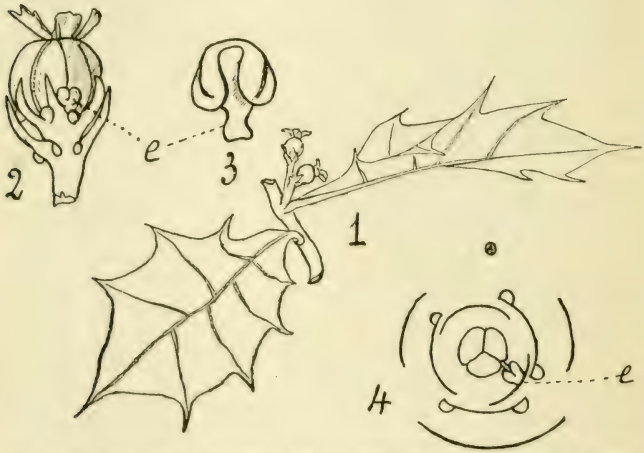


FIG. 5. — *Cœlebogyne ilicifolia* à fleurs hermaphrodites, d'après KARSTEN, 1860. — 1, rameau portant à l'aisselle d'une feuille une courte grappe de fleurs dont l'une est figurée grossi en 2. On aperçoit entre les bractées glanduleuses une étamine *e* à court pédoncule (fig. 2 et 3); la figure 4 représente le diagramme de cette fleur anormale où l'étamine surnuméraire est située entre deux carpelles.

Les conclusions de BRAUN et de RADLKOFER furent attaquées trois ans plus tard par KARSTEN (1860) qui découvrit des fleurs hermaphrodites sur les plantes qu'avait étudiées BRAUN (fig. 5); quelques fleurs de l'épi présentaient une ou même deux étamines

alternant avec les carpelles. Le pollen renfermé dans ces étamines germait normalement et le tube pollinique formé venait au contact du sac embryonnaire. Toutefois KARSTEN avoue que le manque de matériaux ne lui a pas permis de reconnaître si le contenu celluleux du sac était déjà formé avant le contact du tube pollinique, hypothèse vraisemblable, dit-il, puisque dans d'autres cas de graines sans embryon, on peut reconnaître un commencement de production d'albumen. Avec les idées que nous avons actuellement sur la double fécondation KARSTEN nierait donc la production parthénogénétique de l'embryon du *Cœlebogyne*, mais admettrait le développement parthénogénétique de l'albumen.

Les observations de BRAUN, de RADLKOFER et de KARSTEN étaient exactes mais incomplètes et leur apparente contradiction tient à ce que ces auteurs ont négligé de suivre l'évolution du sac embryonnaire et de l'endosperme. STRASBÜRGER (1877 et 1878) a repris cette étude et a montré l'inefficacité absolue du pollen, qui d'ailleurs n'avait été observé qu'accidentellement. Le sac embryonnaire du *Cœlebogyne* se désorganise de très bonne heure ; le plus souvent, on ne peut reconnaître les différentes cellules qui le composent et, dans les cas les plus favorables, sa compression par suite du développement irrégulier des cellules nucellaires voisines montre bien qu'il n'a pas de rôle dans la formation des embryons du *Cœlebogyne*. Les cellules nucellaires prolifèrent lentement ; elles donnent naissance, par des cloisons séparatrices parallèles aux parois du sac embryonnaire, à des cellules isolées ou groupées par deux ou par trois qui peuvent donner l'impression d'oosphère et de synergides et illusionner l'observateur superficiel (fig. 4). En réalité, c'est un véritable bourgeonnement de cellules nucellaires qui selon les cas donnent un, deux ou trois embryons. Ainsi s'explique la polyembryonie, ou les plantules soudées et tricotylées que BRAUN a décrites dans cette espèce (1859).

Les mêmes phénomènes ont été observés depuis par HEGELMAIER (1902) sur une plante de la même famille, l'*Euphorbia dulcis* JACQU. ; la polyembryonie de cette espèce est certainement due au développement de cellules nucellaires ; comme le pollen de beaucoup de lignées de l'*E. dulcis* est presque toujours avorté, il semble même que ce soit le seul mode de reproduction connu. Toutefois STRASBÜRGER a établi que le plus souvent la polyembryonie de *Allium fragrans*, *Funkia ovata* et d'autres ne pouvait avoir lieu

par un processus analogue que s'il y avait une véritable fécondation préalable ; il n'est pas démontré que quelques lignées de l'*E. dulcis* ne suivent pas cette règle.

*
* *

Treub a décrit en 1898, puis en 1905, deux cas très étranges d'apogamie, le premier concernant une plante aberrante à tous les points de vue, le *Balanophora elongata*, l'autre relatif à une Urticacée, l'*Elatostema acuminatum*. Nous examinerons d'abord ce dernier exemple, car il est plus simple que le premier.

L'*Elatostema acuminatum* Brongn. est une Urticacée très abondante dans les forêts de Tjibodas à Java, où elle borde les sentiers. Parmi des centaines de plantes à glomérules femelles, Treub a cherché longtemps des fleurs mâles qu'il n'a trouvé que sur deux plantes, en haut des grappes, et cependant les fruits féconds étaient nombreux. Cette observation fut le point de départ de recherches anatomiques concernant l'ovaire de cette plante qui se caractérise par l'absence de canal stylaire et de mycropyle par suite de la concrescence des bords des téguments internes de l'ovule unique. Avant même que le sac embryonnaire soit complètement formé (au stade de quatre noyaux), la paroi interne du carpelle se sclérifie de telle sorte que l'accès de la cavité est empêché ; d'ailleurs, sur le matériel étudié par Treub, on ne peut reconnaître une différenciation normale du sac embryonnaire en oosphère, synergides et antipodes ; les noyaux du sac sont distribués irrégulièrement, ce qui rappelle un peu l'exemple du *Tulipa sylvestris* cité par Guignard (1900). Il est probable qu'il faut attribuer à cette irrégularité, le manque de fixité dans le point d'insertion de l'embryon, qui peut être suspendu en haut du sac embryonnaire ou sur le côté ou à l'opposé, et sans doute aussi le développement simultané de deux embryons dans le même ovule. Toutefois les recherches de Treub sur cette plante sont incomplètes. Il n'est pas impossible que ces embryons naissent par simple bourgeonnement de cellules du nucelle dans la cavité du sac embryonnaire régressé, hypothèse que l'auteur rejette avec des réserves.

Le développement des embryons du *Balanophora elongata* est encore plus curieux. Cette plante présente des fleurs réduites à des poils. Entre les écailles *e* (fig. 6, A), les légères protubérances *o* consti-

tuent les jeunes fleurs où l'on reconnaît déjà la cellule sous-épidermique qui donnera naissance au sac embryonnaire. Tandis que

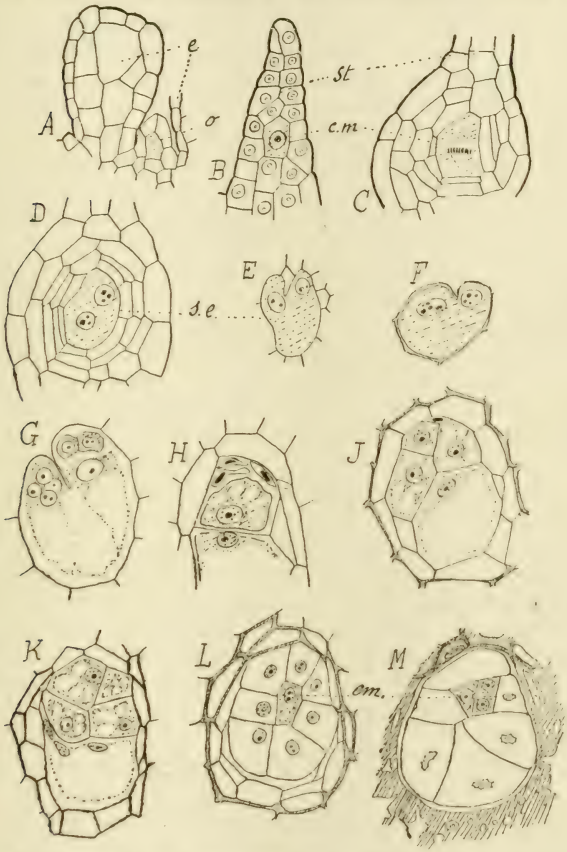


Fig. 6. — L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*, d'après Treub, 1898. — *e.*, écaille; *o.*, ovule; *st.*, style; *c. m.*, cellule mère du sac embryonnaire *s.e.*; *em.* embryon définitif.

l'épiderme se multiplie par division et s'allonge pour simuler un style, cette cellule grossit sans se diviser jusqu'à ce que l'organe

stylaire cesse de croître (fig. 6, B et C). Par division il se forme deux noyaux dans le sac embryonnaire, le noyau supérieur ne bouge pas, le noyau inférieur s'accole à la paroi latérale qu'il repousse au fur et à mesure que les tissus voisins disparaissent (fig. 6, D, E et F). Dans le sac embryonnaire en U, les deux noyaux se divisent deux fois et c'est la tétrade résultant du noyau mobile qui donne l'embryon. Les quatre noyaux résultant du noyau fixe avortent (fig. 6, G) ; il en est de même de trois noyaux sur les quatre issus de noyau mobile. On peut homologuer les cellules avortées aux antipodes et au noyau polaire inférieur, d'une part, à l'oosphère et aux synergides, d'autre part. Il ne subsiste plus que le noyau polaire supérieur qui se divise, donne une cellule fille inférieure qui avorte (fig. 6, H, J, K) et, après un stade de repos plus ou moins long, forme en se divisant un tissu d'une dizaine de cellules ou plus correspondant à un albumen parthénogénétique. Les cellules de l'albumen qui sont en contact avec le tissu épidermique se chargent d'huiles et de substances de réserve; deux ou quatre cellules internes plus petites conservent un protoplasma dense et représentent l'embryon indifférencié du *Balanophora elongata* (fig. 6, L et M).

D'après Lotsy (1899) le *Balanophora globosa*, le *Rhopalonemis phalloides* présentent des phénomènes comparables, mais il faudrait bien se garder d'étendre cette règle à toute la famille des Balanophoracées, puisque Van Tieghem décrivit en 1896 la formation normale du sac embryonnaire du *B. indica* qu'il rapproche des Loranthacées (Gui). Il n'est pas douteux que la vie parasitaire de ces plantes sans ovules (inovulées apétales de Van Tieghem) ait contribué à entrainer la réduction extrême de l'appareil sexuel [voir Costantin (1899)] et aussi à accentuer les nombreuses irrégularités du développement des embryons.

***

6. Apogamie et parthénogénèse des Cryptogames vasculaires.

L'apogamie est très répandue chez les Fougères. De Bary (1878) a fait une étude détaillée des Polypodiacées apogames, qu'il a complétée par l'examen des caractères généraux de l'apogamie. Il rappelle l'exemple cité par Farlow du prothalle de *Pteris cretica* qui donne, en l'absence d'archégones, des bourgeons adventifs et plus

tard des pousses feuillées. DE BARY observa le même phénomène au jardin botanique de Strasbourg, non seulement sur l'espèce étudiée par FARLOW, mais sur la variété horticole *Pteris cretica albolineata*. Toutes les cultures faites à partir des spores de ces deux formes donnèrent exactement le même résultat. L'auteur en conclut que *P. cretica* ne se propage que par apogamie.

La découverte de l'apogamie des Filicinées a une importance horticole considérable. On sait que la transmission héréditaire complète de la panachure, due à l'absence locale de chlorophylle, est un phénomène assez rare. Or, beaucoup de variétés panachées de Fougères se reproduisent sans variation par le semis des spores et, d'après DE BARY, cette régularité dans la transmission entraîne une forte présomption pour que le développement apogame soit très répandu dans ces groupes. Malgré cela, les recherches faites sur les prothalles de nombreuses espèces ou variétés (6 *Pteris*, 6 *Aspidium*, 10 *Asplenium*, etc...) montrent que les pousses feuillées naissent toujours d'un œuf normal; par contre deux formes, l'*Aspidium Filix mas cristatum* et l'*Aspidium falcatum*, ont fourni dans des cultures répétées l'apogamie que présente le *Pteris cretica*. L'auteur insiste particulièrement sur l'absence d'apogamie dans la forme *Aspidium Filix*

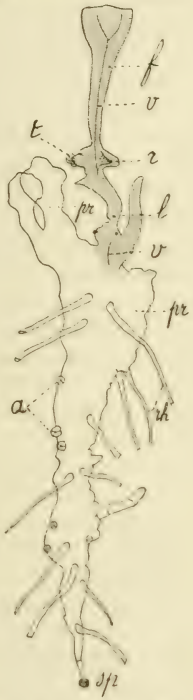


FIG. 7. — Apogamie du *Pteris cretica albolineata* d'après DE BARY, 1878.— La spore *sp* a donné naissance à un prothalle *pr* vu par la face inférieure et portant de nombreux poils rhizoïdes *rh* et quelques anthéridies *a*. La portion teintée est limitée à une région où l'on trouve des vaisseaux *v* qui ne se rencontrent pas dans le prothalle. Dans les tissus *l* de la partie feuillée se différencient une petite feuille *f*, une jeune racine *r* et une jeune tige *t*.

mas genuinum, espèce type d'où dérive la forme *cristatum*.

La pousse feuillée du *Pteris cretica* naît sous le prothalle d'assez bonne heure. Le massif cellulaire épais, formé dans le voisinage de l'échancrure du prothalle cordiforme, prolifère et donne un tissu d'abord indifférencié et couvert de poils formés de files de cellules; puis les feuilles enroulées en crosse s'organisent successivement et se déploient. Malgré ce développement d'une pousse adventive, il apparaît bientôt des anthéridies sur les bords du prothalle (fig. 7) et même, dans de rares cas, des archégones, qui meurent d'ailleurs sans avoir été fécondées. La plupart des prothalles restent mâles ou asexués; sur plusieurs centaines, DE BARY n'en a observé que sept portant des archégones plus ou moins complets. *Aspidium falcatum* donne des prothalles qui souvent portent des archégones normaux et bien développés; par contre *A. Filix mas cristatum* n'en montre jamais, même à peine esquissés. L'avortement des organes femelles (car même les archégones normaux ne sont pas fécondés) est regardé par DE BARY comme corrélative du développement apogame de cellules indifférenciées du prothalle. « Cette dernière propriété, dit-il, est apparue en même temps que la faculté de donner des œufs par le processus normal était *perdue*. » (verloren souligné dans le texte). Cette perte n'est pas douteuse; l'*A. Filix mas cristatum* est une forme horticole née, depuis peu de temps dans l'espèce ordinaire *A. Filix mas genuinum* qui ne donne que des œufs. DE BARY se pose même la question du mode de naissance de la variété. Est-elle apparue tout à coup ou a-t-elle acquis progressivement l'apogamie? Les faits qu'il a réunis sont en faveur de la première hypothèse. « L'exemple de l'*A. Filix mas cristatum*, dit-il, devrait du reste suffire pour montrer que les changements dont il est question ont dû se produire avec intensité et tout d'un coup, avec les caractères qui distinguent une variété de son espèce » (p. 478).

DE BARY termine son étude par la comparaison de ce phénomène avec la production d'embryons adventifs dans les graines de *Funkia* et d'*Allium fragans* découverte par STRASBÜRGER, et aussi des cas du *Citrus* et du *Cœlebogyne* qui fournissent des embryons multiples à la suite d'un bourgeonnement anormal du nucelle. Dans cet ordre d'idées, l'apogamie du *Pteris* devrait être classée en dehors des véritables cas d'apogamie. Des recherches cytologiques sont nécessaires pour fixer ce point. On sait que le prothalle issu de la spore

a le nombre réduit de chromosomes ; comment se produit la récupération du nombre double de chromosomes que l'on trouve dans les cellules de la plante feuillée née par apogamie ?

Les travaux de FARMER, MOORE et de Miss L. DIGBY (1903) relatifs à l'apogamie du *Nephrodium pseudo-mas var. polydactylum* et d'autres Fougères (1907) vont donner des éclaircissements sur ce processus. Lorsqu'on examine de jeunes prothalles de cette forme avant l'apparition de l'apogamie, il n'est pas rare de trouver des cellules pourvues de deux noyaux et, dans ce cas, on observe toujours qu'une cellule voisine en est dépourvue. Or, la découverte, plus rare il est vrai, de noyaux filtrant à travers la cloison de séparation des cellules permet d'expliquer cette anomalie. Parfois les deux noyaux se fusionnent de suite, parfois ils restent très longtemps distincts (fig. 8). De plus l'examen de la portion apogame du prothalle, durant la kariokynèse, montre que les cellules à gros noyaux possèdent un nombre de chromosomes de beaucoup plus considérable que celui des autres cellules du prothalle. L'apogamie peut donc, dans ce cas, s'expliquer par une sorte de fécondation irrégulière. Il est très difficile de dire si le nombre des chromosomes passe de 40 à 80, mais il semble que ces nombres approchent de la vérité. On pourrait donc identifier cette fécondation irrégulière à la fécondation d'une oosphère par un anthérozoïde.

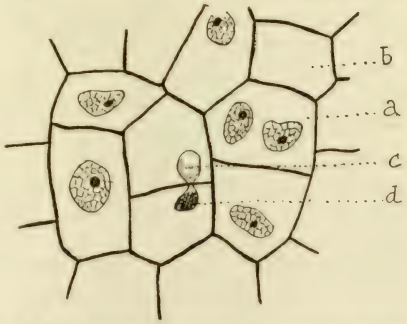


Fig. 8. — Cellules du prothalle de *Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactylum* d'après FARMER, MOORE et DIGBY (1903). En *a*, cellule à deux noyaux, voisine de la cellule *b*, sans noyau. Le noyau de la cellule *c* filtre à travers la membrane et se fusionne de suite avec le noyau *d* de la cellule voisine.

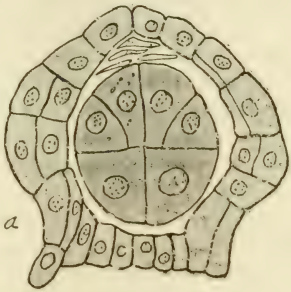
Une espèce voisine, le *Nephrodium molle* DESV. a été récemment étudiée par YAMANOUCHI (1907). Cette Fougère donne naissance à des sporophytes qui naissent les uns par fécondation, les autres par apogamie, sans qu'on puisse les distinguer par des caractères

morphologiques externes. Or, le nombre des chromosomes de tous les noyaux du prothalle est de 64. Les pousses feuillées qui résultent du développement de l'œuf possèdent naturellement 128 chromosomes ; mais celles qui ont une origine apogame n'ont que 64 chromosomes. On trouve donc dans des espèces parentes deux formes bien différentes d'apogamie ; le *Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactylum* offre un cas typique d'apogamie somatique; le *Nephrodium molle* étudié par Yamanouchi offre un cas d'apogamie générative.

Le problème de l'apogamie des Fougères est encore plus complexe. Les recherches récentes de Farmer et Digby (1907), qui ont porté sur diverses variétés de *Scolopendrium vulgare*, de *Lastrea pseudo-mas*, d'*Athyrium Filix fœmina*, montrent l'existence d'un mode nouveau de formation de la pousse feuillée, à savoir le développement parthénogénétique de l'oosphère. La forme *Athyrium Filix fœmina* var. *clarissima* Jones donne naissance, par le développement irrégulier des cellules voisines des sporanges, à un prothalle qui, né par aposporie, présente le nombre double de chromosomes c'est-à-dire celui de la pousse feuillée ou sporophyte, soit 90. Malgré cela, les anthéridies et les archégones se forment normalement ; les archégones renferment une oosphère qui généralement avorte de très bonne heure ; les anthérozoïdes, dont la taille est démesurée, ont au contraire la forme normale ; ils sont très mobiles et sont attirés vers les archégones mûrs qu'ils ne fécondent point puisque les ovules sont avortés. Les cellules végétatives du prothalle bourgeonnent et donnent naissance par leur multiplication à un sporophyte qui possède le nombre normal de chromosomes. A l'aposporie s'associe donc l'apogamie somatique.

La même forme, mais d'origine différente, l'*Athyrium Filix fœmina* var. *clarissima* Bolton, présente au contraire la parthénogénèse somatique. Le développement de prothalles sur la fronde, dans le voisinage des sporanges stériles, est analogue au cas précédent ; mais les prothalles donnent de nombreux embryons qui dérivent de la croissance parthénogénétique des oosphères. Car, d'après Farmer et Digby, les anthérozoïdes normaux et très actifs pénètrent bien dans le col des archégones, mais ils ne se fusionnent pas avec l'oosphère qui se développe par suite de l'excitation provoquée à distance. On pourrait craindre des erreurs d'observation mais, comme le nombre des chromosomes ne change pas avant et après la fécondation, il semble bien que cette interprétation soit exacte.

Ce dernier exemple nous ramène à l'étude du cas célèbre d'apogamie ou mieux de parthénogénèse somatique offert par le *Marsilia Drummondii* et étudié par SHAW (1896), NATHANSON (1900) et STRASBÜRGER (1907). Les sporocarpes de *M. Drummondii* renferment à la fois des macrospores et des microspores parfaitement normales ; aussi la fécondation semble devoir se produire aisément. SHAW a montré que si l'on isole par la dissection les macrospores de très bonne heure, il apparaît cependant des embryons bien conformés et en nombre assez considérable. D'ailleurs GOEBEL a établi que les microspores de cette espèce ne germent pas et STRASBÜRGER, que le col de l'archégone ne s'ouvre pas (fig. 9); le *M. Drummondi* serait donc une espèce complètement parthénogénétique. D'après STRASBÜRGER, cette espèce seule présenterait ce caractère ; les *M. elata*, *hirsuta*, *nardu*, *quadrifoliata* et *vestita* ne se reproduisent qu'après la fécondation. Dans ces dernières formes les noyaux du sporophyte possèdent 32 chromosomes, ceux du gamétophyte 16 ; mais toutes



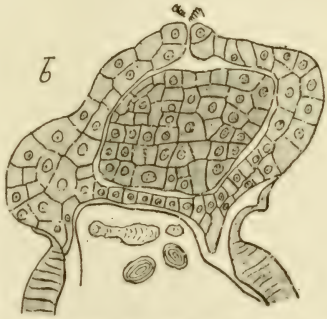


FIG. 9. — Apogamie du *Marsilia Drummondii* opposée à la fécondation du *M. vestita*, d'après STRASBÜRGER (1907). — *a*, l'embryon du *M. Drummondii* se fragmente sans fécondation préalable dans l'archégone dont le col ne s'est pas ouvert ; *b*, embryon du *M. vestita*, développé après fécondation ; près du col ouvert de l'archégone des anthérozoïdes sont encore mobiles.

les cellules du sporophyte et du gamétophyte de *M. Drummondii* présentent 32 chromosomes. Cette dernière plante offre donc un de meilleurs exemples de parthénogénèse somatique.

Shaw a prétendu que les macrospores isolées de *M. Drummondii* ne donnaient que 53 % d'embryons, alors que la proportion des embryons fournis sans isolement s'élevait à 69 %. Nathanson se proposa de faire, avec le même matériel, des expériences sur l'action des corps chimiques et des facteurs physiques dans le déterminisme de la parthénogénèse. Ses essais avec les corps chimiques ne donnèrent aucun résultat, mais l'élévation de la température de 18° à 35° a, d'après cet auteur, augmenté considérablement la tendance à la parthénogénèse de *M. vestita*. Alors que 754 macrospores isolées et maintenues à 18° ne donnèrent qu'un seul embryon, le nombre des germinations à 35° fut de 7,3 %. Les essais du même auteur avec *M. Drummondii* ont montré qu'à la température du laboratoire (15° à 18°) on obtenait de 90 à 100 % d'embryons parthénogénétiques et que ce nombre diminuait si la température était abaissée (0 germination à 9°) ou élevée (29 % à 35°); dans le cas où la séparation des microspores n'était pas faite et à 9°, Nathanson obtint encore un nombre important de germinations ; à 35° dans les mêmes conditions, la germination des macrospores non isolées dépassa 80 %.

Strasbürger, nous l'avons dit, n'a pu confirmer ces résultats malgré des recherches multipliées et il a, par contre, démontré l'impossibilité d'une fécondation dans le *M. Drummondii*. En admettant même l'existence des faits signalés par Nathanson pour d'autres espèces, on ne pourrait conclure avec cet auteur que des facteurs physiques ou chimiques déterminent la parthénogénèse de quelques Hydroptéridées. Ces essais n'ont aucun point commun avec les expériences de Loeb et de Delage comme plusieurs auteurs l'ont soutenu. Ici, la parthénogénèse est nettement artificielle, en ce sens que les œufs d'Oursins non traités ne donnent pas d'embryons. Dans le cas du *M. vestita*, Nathanson trouve 1 spore parthénogénétique pour 754 macrospores ; cette proportion s'élève avec la température ; on est en droit de dire que la température élevée favorise la tendance à la parthénogénèse que présente cette espèce au même titre que la bonne nutrition favorise le développement des fascies ou la métamorphose partielle des étamines en carpelles dans le *Papaver somniferum polycephalum* (De Vries, 1899) ; mais la température élevée ne provoque pas l'apparition de la parthénogénèse.

7. Lignées apogames et parthénogénétiques.

Nous pouvons résumer les faits exposés dans le second chapitre et examiner les caractères particuliers du bourgeonnement des ovules ou des prothalles sans fécondation préalable.

Le bourgeonnement des cellules du nucelle du *Cœlebogyne* est le cas le plus simple ; il n'est pas isolé dans la famille des *Euphorbiacées*, puisque *Euphorbia dulcis* semble offrir la même anomalie, au moins dans quelques lignées dont le pollen paraît complètement avorté. On ne connaît pas encore le mode de formation des graines parthénogénétiques de la lignée *Mercurialis annua* femelle de Krüger et d'autre part Meehan (1899) admet la possibilité de la parthénogénèse du *Ricinus communis*. Voilà donc une série de plantes, appartenant à la même famille, qui ont une tendance plus ou moins accusée à produire des graines sans fécondation préalable. Ce caractère définit quelques lignées, mais on peut le rapprocher sans doute d'une tendance, très accusée pour toutes les plantes de la même famille, à donner des fruits et des graines vides lorsque la fécondation est empêchée. Camerarius a décrit ce fait pour *Mercurialis annua* dans sa lettre (1691 *b*) et il l'a rapproché de la production de baies de Mûrier sans graines sur les arbres femelles isolés (1691 *a*). La *parthénocarpie* est aussi caractéristique des *Urticacées :* peu visible sur les *Urtica* dont les fruits sont petits, elle apparaît avec netteté dans bon nombre de *Ficus* dont les réceptacles charnus prennent un développement considérable en l'absence de Blastophages ou d'ovaires féconds. La lignification précoce de l'assise interne de cellules de l'ovaire de l'*Elatostema acuminatum* est un autre mode traduisant la persistance des enveloppes florales. Pour les *Euphorbiacées* comme pour les *Urticacées* les fleurs non fécondées ne tombent pas ; elles continuent à vivre, à croître comme les feuilles dont elles sont une modification. Ce caractère, qui est loin d'être général pour le règne végétal, favorise certainement l'apparition de la parthénogénèse.

La longue vitalité des fleurs femelles de ces plantes, pour la plupart unisexuées, est sans doute en relation avec la séparation des sexes ; la production de graines qui détermine la survivance de l'espèce est favorisée par la lenteur du développement des carpelles qui peuvent être fécondés très jeunes, ou âgés de plus d'un mois.

L'opposition de ces plantes avec quelques *Cucurbitacées*, par exemple, est frappante puisque certaines Courges ne peuvent être fécondées que pendant la journée qui suit l'ouverture de la fleur.

Le même caractère de développement lent des organes sexués est caractéristique des Filicinés dont les prothalles végètent pendant plusieurs mois avant de donner les anthéridies et les archégones, et nous pouvons en tirer un lien entre les cas très différents d'apogamie et de parthénogénèse somatique qui viennent d'être étudiés.

On peut aller plus loin encore et remarquer que le développement apogamique, favorisé par la lenteur de la vie des organes sexués, prend dans les mêmes familles, dans les mêmes espèces, des caractères très différents. Je ne crois pas devoir insister sur les particularités si étranges offertes par les *Balanophoracées*. Cette famille de plantes parasites, si homogène par son mode de vie, offre toutes sortes de déviations dans la préparation et l'évolution des éléments sexuels. Le *Balanophora elongata* étudié par Treub (1898, p. 5) diffère totalement du *B. indica* étudié par Van Tieghem et des autres formes décrites par Hoffmeister. En se limitant aux Filicinées, on trouve dans les mêmes genres des caractères analogues. Les *Nephrodium* donnent des œufs, soit par le mélange d'oosphères et d'anthézoïdes, soit par la fusion de deux cellules voisines mais indifférenciées du prothalle, soit encore par le développement parthénogétique d'oosphères à chromosomes en nombre réduit (Yamanouchi). Deux variétés, identiques par leurs caractères végétatifs, de l'*Athyrium Filix fœmina clarissima* diffèrent par les cellules apogames qui donnent les embryons (cellule indifférenciée du prothalle ou oosphère).

La parthénogénèse, comme l'apogamie, semble donc n'avoir que des rapports faibles ou nuls avec la phylogénie des groupes qui la présentent. C'est un caractère spécial à quelques lignées qui apparait grâce à des circonstances favorables, et qu'on pourrait à plus d'un titre classer dans la catégorie des *retours ataviques*. Des cellules spécialisées réacquièrent les propriétés d'assimilation et de division perdues dans la différenciation sexuelle normale.

Chapitre III. — APOGAMIE ET PARTHÉNOGÉNÈSE DES PHANÉROGAMES

A côté des cas qui viennent d'être étudiés, nous allons rapidement passer en revue quelques exemples de parthénogénèse somatique qui ont été l'objet de nombreuses études récentes. Il n'y a peut-être pas de raisons sérieuses pour étudier ces exemples à part, mais comme ils doivent nous conduire, au moins en partie, à l'examen des causes probables de la parthénogénèse, il a paru utile de les distinguer des cas douteux ou mal connus.

L'apogamie proprement dite est extrêmement rare chez les plantes à fleurs. Tantôt elle est associée à la parthénogénèse somatique, comme dans l'exemple de l'*Antennaria sericata* décrit plus loin, tantôt elle accompagne la fécondation normale de l'oosphère et détermine la polyembryonie. L'*Allium odorum* étudié par Tretjakow (1895), puis par Hegelmaier (1897) donne en effet des graines pourvues de plusieurs embryons qui proviennent à la fois de la fécondation de l'oosphère, souvent aussi des synergides et encore du développement apogamique des antipodes. Il importe de remarquer ici avec Guignard (1899) que le nombre des chromosomes des cellules antipodes ne présente pas la régularité que l'on observe pour l'oosphère et qu'on ne peut homologuer les diverses cellules du sac embryonnaire. L'apogamie de l'*Allium odorum* devrait donc être rapprochée de celle de l'*Elatostema*.

Les exemples que nous avons à étudier maintenant sont ou bien isolés dans un groupe de plantes à caractères bien tranchés, ou bien nombreux dans un même genre et contribuent pour une grande part au polymorphisme des espèces qui fournissent les lignées parthénogénétiques. Nous examinerons d'abord les cas isolés.

* * *

8. Cas isolés de parthénogénèse.

Le *Wikstrœmia indica* (Thyméléacée) est un petit arbuste de la Malaisie, de la famille du *Daphne*, dont les rameaux portent pendant toute l'année des bouquets de 6 à 8 fleurs hermaphrodites, d'un vert jaunâtre et dépourvues de pétales. L'attention de Vinkler

(1906) fut attirée par ce fait que les graines sont abondantes malgré le haut pourcentage des grains de pollen avortés; l'examen des stigmates porteurs de quelques grains de pollen d'aspect normale ne lui a jamais montré même un début de germination. Des cultures de pollen sain sur l'eau distillée, ou sur l'eau ordinaire, ou sur différentes solutions nutritives, ou même sur l'eau de macération de stigmates fraîchement coupés n'ont pas donné de meilleurs résultats; dans tous ces essais, le pollen du *Wikstrœmia* semble incapable de germer (1). D'autre part, des inflorescences castrées et enveloppées dans des sacs de gaze pour empêcher la visite des insectes donnèrent 68 embryons tout à fait normaux. L'absence d'autres espèces de *Wikstrœmia* dans le jardin de Buitenzorg où furent faites ces recherches ne permet pas d'autre hypothèse que celle du développement parthénogénétique de l'embryon. Véritable parthénogénèse, dit WINKLER, car la formation d'embryons adventifs (*Cœlebogyne*) est généralement accompagnée de polyembryonie et les graines du *Wikstrœmia* renferment toujours un seul embryon.

L'étude de l'ovaire de cette plante montre des particularités assez curieuses pour mériter d'être signalées. L'ovaire renferme un seul ovule anatrope à large micropile qui ne tarde pas à être obturé par un tissu épais qui se développe à partir des parois de l'ovaire [à comparer avec le cas du *Ficus hirta* (fig. 2, B)]. Le sac embryonnaire résulte directement de la division en deux cellules d'une cellule sous-épidermique. On n'observe pas ici la division en tétrade qui caractérise la préparation des éléments sexuels et le matériel ne se prête pas à l'examen de la réduction chromatique. La division du noyau du sac embryonnaire en 8 noyaux filles, la formation de l'oosphère, des synergides et des antipodes semblent régulières. Les antipodes cependant régressent très vite et leurs noyaux disparaissent souvent avant même qu'on ait pu apercevoir leur membrane. Quant aux trois cellules supérieures du sac embryonnaire, elles sont normales. Après un stade de repos plus ou moins long, l'oosphère se divise suivant les règles habituelles, et l'albumen se développe simultanément. Parce que les jeunes embryons possèdent le nombre normal de chromosomes, WINCKLER admet qu'il n'y a pas de

(1) La distribution de la chromatine dans les cellules mères du pollen et durant la division en tétrade est irrégulière; il se formerait deux gros noyaux et deux petits noyaux simultanément par suite de divisions inégales et les grains de pollen ont en définitive une forme très variable.

réduction chromatique et que c'est un cas de parthénogénèse somatique.

Dès 1876, KERNER signalait que l'*Antennaria alpina*, Composée norwégienne cultivée au jardin botanique d'Innsbrück, donnait des graines en abondance sans avoir été fécondée, mais on pouvait croire à un bourgeonnement du nucelle analogue à celui que STRASBÜRGER (1877) découvrait dans le *Cœlebogyne*. En 1898, JUEL démontrait que dans cette plante le sac embryonnaire ne se résorbe pas, mais donne une oosphère se divisant sans fécondation préalable ; de plus, les noyaux polaires au nombre de deux, comme d'ordinaire, se multiplient par bipartition sans même s'être fusionnés. En 1900, JUEL complétait son premier travail en établissant que le sac embryonnaire se différencie immédiatement comme tel sans la segmentation préliminaire d'une cellule mère ; le stade en tétrade est sauté et il n'y a ni division hétérotypique, ni réduction chromatique. En somme, la cellule qui donne le sac embryonnaire est purement végétative et l'oosphère ne diffère d'une cellule du nucelle que par le stade d'arrêt qui précède sa division en embryon. Ce fait est d'autant plus remarquable que l'*Antennaria dioïca* qui en est très voisine ne donne de graines qu'après fécondation suivant les règles habituelles (fig. 10).

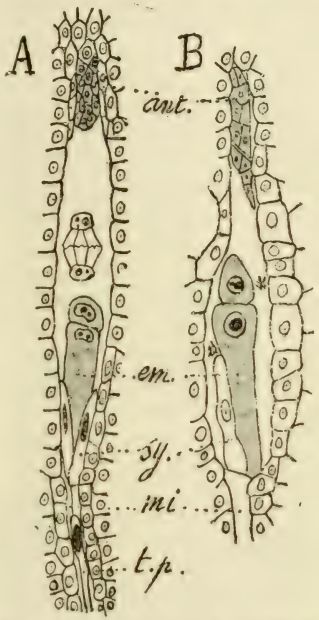


FIG. 10. — Développement parthénogénétique de l'oosphère d'*Antennaria alpina* (B) opposé à la fécondation de l'oosphère d'*A. dioïca* (A). Le micropile *mi.* de l'ovule de ce dernier renferme des restes du tube pollinique qu'on n'observe pas en B. Dans les deux cas les antipodes *ant.* se sont divisées abondamment, puis régressent ; *em.*, jeunes embryons bicellulaires ; *sy.*, synergides en voie de régression (d'après JUEL, 1900).

Il n'est pas sans intérêt de signaler les caractères très particuliers de la sexualité des fleurs dans le genre *Antennaria*. D'après Madame von Uexhüll-Gyllenbrand (1901), *A. alpina* ne présente que deux types, la forme femelle très fréquente et la forme mâle très rare, même en Norwège. *A. margaritacea* offre des capitules femelles et d'autres à fleurs hermaphrodites; *A. carpathica* est représenté par trois sortes d'individus, des mâles, des femelles et des hermaphrodites mâles, ainsi désignés parce qu'on trouve dans les mêmes capitules des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites. *Antennaria dioïca* a quatre sortes de capitules, des mâles, des femelles, des hermaphrodites mâles et des hermaphrodites femelles (fig. 11). L'*A. alpina* est la seule forme dont on ait reconnu la parthénogénèse. Bien qu'il soit impossible de dire si le caractère de développement apogamique des cellules du nucelle est lié au polymorphisme floral des espèces affines, cette coïncidence qu'on rencontrera aussi dans l'exemple suivant devait être signalée.

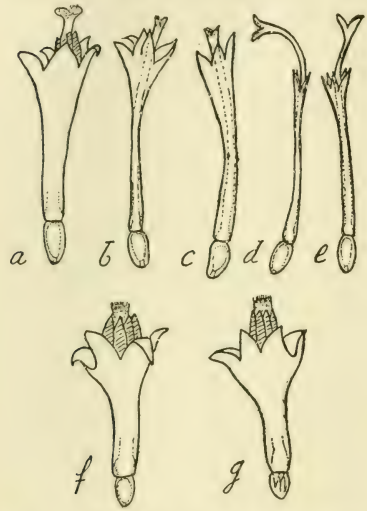


Fig. 11. — Diverses formes de fleurons d'*Antennaria dioïca* d'après M. von Uexhüll-Gyllenbrand, 1901. Les fig. *b*, *c*, représentent divers stades intermédiaires entre les fleurons hermaphrodites *a* ou *f* et les fleurons strictement femelles à tubes très étroits *d* et *e*; *f* est un stade intermédiaire, hermaphrodite, entre le fleuron type hermaphrodite *a* et le fleuron *g*, mâle, puisque l'organe qui devrait être un ovule est représenté par des écailles.

Par ses caractères, la parthénogénèse du *Thalictrum purpurascens* mérite un examen approfondi. D'après Overton (1902 et 1904), les observations de D. F. Gay concernant le développement de graines fertiles, malgré l'absence de plantes mâles, sur le *Thalic-*

trum Fendleri femelle indiquaient la possibilité de la parthénogénèse dans ce genre. Durant l'été de 1900, OVERTON transporta des pieds femelles de *T. purpurascens* dans une serre du laboratoire de botanique de l'Université de Chicago et en obtint de nombreuses graines avant que les autres pieds de la même espèce, développés à l'air libre, aient pu fournir du pollen. L'examen cytologique permit de reconnaître que l'embryon provenait du développement parthénogénétique de l'oosphère. La division en tétrade de la cellule mère du sac embryonnaire et la réduction du nombre de chromosomes paraissaient régulières. OVERTON ne tarda pas à remarquer en examinant les ovules des plantes non isolées qu'il y avait parfois une fécondation normale due à la germination des grains de pollen et, simultanément, sur les mêmes plantes, un développement parthénogénétique de quelques oosphères. Malgré cela, les jeunes embryons formés dans l'un et l'autre cas possédaient des noyaux pourvus de 24 chromosomes. D'ailleurs le pollen se formait selon les règles habituelles et donnait naissance à deux noyaux destinés, l'un à la fécondation de l'oosphère, l'autre à la fécondation des noyaux secondaires producteurs de l'albumen.

De nouvelles recherches ont permis à OVERTON (1904) de constater que bon nombre de cellules mères des sacs embryonnaires se comportent d'une autre manière. Elles ne présentent en effet aucun division hétérotypique des noyaux et par suite ne subissent pas la réduction chromatique. La forme très large des fuseaux, durant la division nucléaire, indique la présence d'un nombre plus élevé de chromosomes. En réalité, ce processus paraît intermédiaire entre la division hétérotypique et la division végétative (fig. 12).

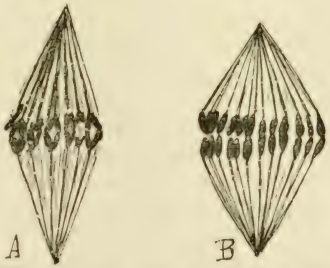


FIG. 12. — *A*, fuseau à 12 chromosomes, (dont 6 visibles) de la division normale de la cellule mère du sac embryonnaire de *Thalictrum purpurascens*: *B*, fuseau à 24 chromosomes (dont 12 visibles) de la division anormale qui fournit l'oosphère parthénogénétique. (D'après OVERTON, 1904).

Ainsi sur la même plante, il existe des oosphères à 12 chromosomes

et d'autres qui en possèdent 24 ; les premières ne se développent qu'après leur fusion avec les noyaux générateurs des grains de pollen ; les autres se multiplient sans fécondation et d'après le processus défini pour la parténogénèse somatique.

Il semble possible de rapprocher cet exemple de spécialisation locale de cellules, de ceux qu'offrent les variétés instables à feuilles ou à fleurs panachées. Overton (1904) le considère comme un terme transitoire de l'évolution d'une espèce ordinaire pour laquelle la fécondation est nécessaire à une espèce strictement parthénogénétique comme l'*Antennaria alpina*. Les expressions employées par l'auteur « dass sich *Thalictrum purpurascens* auf dem Wege zu vollständiger Parthenogenesis befindet » ont peut-être trahi sa pensée; les faits observés correspondent plutôt à la définition d'une variété intermédiaire. Or de Vries a démontré (1903) que les *mittelrasse*, ou encore les variétés instables, ne donnent que très rarement des races pures à caractères extrêmes et qu'il ne suffit pas d'avoir trouvé une forme intermédiaire pour conclure à la réalité du passage d'un extrême à l'autre. On peut tout au plus admettre la possibilité de ce passage. Il est probable que d'autres espèces de *Thalictrum* sont aussi parthénogénétiques ; mais toutes les lignées de *Thalictrum* ne possèdent pas ce caractère. Il est facile de constater, par exemple, que l'espèce *T. dioïcum* ne donne de semences que par l'apport de pollen sur les stigmates des plantes femelles.

Rien ne s'oppose à ce que des espèces de *Thalictrum* à fleurs hermaphrodites soient aussi parthénogénétiques. Les difficultés de l'expérimentation paraissent devoir laisser la question insoluble ; les fleurs sont si nombreuses et le développement des grappes ramifiées est de si longue durée qu'on hésite à entreprendre des recherches pénibles qui présentent beaucoup de chances d'erreurs. De plus les chances de trouver des lignées parthénogénétiques dans les plantes hermaphrodites sont de beaucoup plus restreintes que dans les plantes à sexes séparés. Dans la lutte des espèces pour la place, il suffit d'une particularité très légère favorisant le développement de graines pour déterminer le succès de lignées moins bien armées pour la lutte à d'autres points de vue. Pour Darwin et pour de Vries, la période critique qui détermine l'extinction de la plupart des individus est celle de la propagation des graines dont beaucoup ne trouvent pas de conditions favorables pour germer. Lorsque les jeunes plantules ont réussi à produire quelques feuilles, il faut des

circonstances très défavorables pour déterminer leur mort complète ; la rapidité avec laquelle les bourgeons adventifs apparaissent sur les plantes mutilées ou infestées en quelque partie par des maladies fait souvent produire plus de semences à une plante dont la croissance est retardée. C'est la cause de la préférence des agriculteurs pour les céréales d'hiver ; l'augmentation de rendement compense les inconvénients d'une culture prolongée, des sarclages multipliés et des semailles plus denses.

La parthénogénèse qui est un inconvénient pour les plantes hermaphrodites, si l'on accepte les conclusions de Darwin sur les bons effets de la fécondation croisée, devient un avantage incontestable pour les plantes dioïques puisqu'elle supplée aux multiples accidents qui peuvent entraver la pollinisation, soit que les insectes négligent de visiter les fleurs femelles (*Ficus*), soit que la pluie empêche le transport du pollen par le vent (*Thalictrum*). Pour ce genre, il paraît évident que l'association, dans la même espèce et sur le même individu, de la reproduction sexuée et de la reproduction parthénogénétique constitue un avantage très important, les inconvénients de la multiplication répétée étant atténués par les générations intercalaires de plantes nées de graines fécondées. Aussi, rien ne prouve que dans la lutte pour la place entre les *Thalictrum* dioïques et les *Thalictrum* parthénogénétiques, la forme intermédiaire *T. purpurascens* ne l'emportera pas sur les deux cas extrêmes puisqu'elle réunit les avantages de ces derniers sans en avoir les défauts. Il est vrai que les *Thalictrum* étant vivaces, les avantages ont une importance beaucoup moins grande pour la persistance de l'espèce ; mais le caractère intermédiaire favorise certainement l'extension du type.

Le cas du *Thalictrum purpurascens* nous donne encore un autre enseignement. Si l'on examine les arguments que Karsten invoquait pour nier la parthénogénèse du *Cœlebogyne ilicifolia* établie par A. Braun, on constate qu'ils se réduisent à ce fait que Karsten avait observé la présence de pollen sur les plantes étudiées par Braun. Strasbürger a montré que ce pollen ne jouait aucun rôle puisque les embryons résultent du bourgeonnement de cellules du nucelle. La rapidité avec laquelle le sac embryonnaire se développe parfois après la pollinisation pourrait entraîner des erreurs graves, si les plantes se prêtaient difficilement à l'examen cytologique des cellules sexuelles, ce qui est le cas le plus fréquent. En particulier, dans le cas si contesté du *Ficus Carica*, les expériences de

Gasparrini, de Mayer et de Valiante ne perdraient pas leur valeur, si des observations nouvelles permettaient d'observer dans cette espèce la fusion de l'oosphère avec le noyau émis par un tube pollinique. Cette discussion explique aussi la contradiction apparente qu'on a cru trouver entre la démonstration de la parthénogénèse chez un grand nombre d'*Hieracium* (Ostenfeld et Raunkiaer) et l'existence d'hybrides étudiés par Mendel et par Naegeli. Puisque la parthénogénèse accessoire favorise l'espèce qui la présente, il y a de bonnes raisons de croire que dans les genres très polymorphes d'*Hieracium*, de *Taraxacum* et peut-être de *Rubus* la lutte pour la vie a préservé les lignées qui offrent l'association non contradictoire de la parthénogénèse et de la fécondation nécessaire. En examinant les causes de la parthénogénèse des Phanérogames, nous donnerons d'autres arguments en faveur de cette hypothèse.

*
* *

9. Parthénogénèse dans les genres polymorphes de Rosacées.

A ces cas isolés (*Thàlictrum*, *Antennaria*), il faut opposer la fréquence de la parthénogénèse dans les genres *Alchimilla*, *Hieracium*, *Taraxacum* qui éclaircissent bien des points douteux concernant la naissance et la persistance des espèces élémentaires. On sait que Jordan a réussi par des recherches patientes à démontrer la stabilité de nombreuses formes de *Draba* récoltées dans les environs immédiats de Lyon et en certaines localités des Alpes et des Pyrénées; après dix années de recherches, il possédait une cinquantaine de types distincts; vingt ans plus tard, il évaluait à 200 le nombre de ces formes et Rosen, qui a continué son travail, en a trouvé d'autres. Les recherches de Naegeli sur les *Hieracium*, celles de Lidforss sur les *Rubus* ont montré que les milliers d'espèces élémentaires reconnues dans ces genres polymorphes étaient stables et qu'il fallait abandonner l'axiome, établi par Linné, de l'existence d'un nombre restreint d'espèces dans la nature. L'étude cytologique des éléments sexuels et des embryons des *Alchimilla* parmi les Rosacées, des *Hieracium* et des *Taraxacum* parmi les Composées, a permis d'établir que ce polymorphisme n'était parfois qu'apparent; les nombreuses formes élémentaires de ces derniers genres ne sont pas toutes de véritables espèces, mais souvent des individus se

propageant par développement parthénogénétique des ovules. Ces individus dérivent pour la plupart du croisement de véritables espèces affines, lesquelles ne se reproduisent qu'après fécondation selon les règles habituelles.

Dans la famille des Rosacées, les cas d'apogamie des Alchemilles sont les mieux connus. Le groupe des *Eualchimilla* est très polymorphe. R. Buser, conservateur de l'Herbier de de Candolle, les a étudiées avec beaucoup de soin et il a pu contrôler la constance de leurs caractères par la culture répétée de nombreuses formes dans son jardin. Sv. Mürbeck (1901) a eu le mérite de signaler le premier la parthénogénèse chez 9 représentants scandinaves de ce groupe; et Strasbürger (1905) a confirmé ces résultats en les étendant à plus de quarante formes provenant des différentes régions de l'Europe et surtout des cultures de Buser.

Mürbeck reconnut que le pollen était représenté par un grand nombre de grains bien formés dans *Alchimilla speciosa* Bus. et *A. alpestris* Schmidt. Par contre, *A. alpina* L., *A. sericata* Reichb. et une forme, désignée sous le nom d'*A. hybrida* L. au jardin botanique de Lund, ne donnaient qu'un tout petit nombre de grains de pollen par suite de la désorganisation précoce d'une partie des cellules mères; dans tous les cas, le nombre des grains de pollen d'aspect normal était faible. Les mêmes observations furent faites par Strasbürger sur *A. intermedia* Clairville, *A. splendens* Christ du groupe des Alchemilles *Splendentes*, sur des formes telles que *A. glaberrima* Schmidt du groupe des *Calicinae*, *A. conjuncta* Babington du groupe des *Alpinae*, *A. straminea* Bus. du groupe *Eu-vulgares*.

D'autre part, Mürbeck avait remarqué que le pollen de *A. arvensis* L. et Scop. du sous-genre *Aphanes* avait du pollen normal, nécessaire pour la fécondation et possédant des noyaux à 16 chromosomes. Ces faits ont été confirmés par Strasbürger. Ce dernier compte d'ailleurs 32 chromosomes dans le pollen des espèces du sous-genre *Eu-Alchimilla* (1).

Buser reconnut que le pollen d'*A. pentaphylla* du groupe des

(1) Rosenberg a indiqué des faits analogues pour *Drosera longifolia* (20 chromosomes) et *D. rotundifolia* (10 chrom.), Juel pour *Antennaria alpina* (40 chrom.) et *A. dioïca* (24 chrom.); pour les animaux on connaît les *Ascaris megalocephala bivalens* et *univalens* distingués par la même particularité, nombre simple ou double de chromosomes.

Eualchimilles était bien formé. STRASBÜRGER établit ensuite que cette espèce était une exception à la règle de la parthénogénèse offerte par le groupe (fig. 13) ; d'ailleurs les *A. pentaphylla* L. sont très uniformes et BUSER affirme qu'il ne peut en citer la moindre variété ou forme secondaire. Par contre, il existe des hybrides tels que *A. sabauda* BUS. = *A. gelida* BUS. × *A. pentaphylla* L. Le pollen d'*A. gelida* est normal et germe bien alors que celui de l'hybride *A. sabauda* est complètement avorté. Cette indication de l'origine hybride des plantes à pollen mal conformée est confirmée par l'étude de nombreuses autres formes qu'il est inutile de citer. En fait, le nombre des espèces d'Eu-alchemilles à pollen normal est très restreint (*A. pentaphylla, gelida, glacialis, grossidens...*) ; les autres sont pour la plupart parthénogénétiques et présentent des caractères d'hybrides.

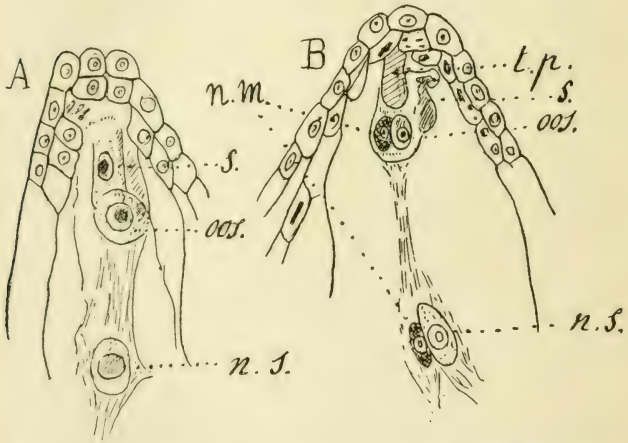


FIG. 13. — Fécondation de l'*Alchimilla pentaphylla* d'après STRASBÜRGER, 1905. — En A, on voit la partie supérieure d'un nucelle et d'un sac embryonnaire plus que mûr. L'oosphère *oos.*, la synergide *s.* et le noyau secondaire *n. s.* du sac embryonnaire ne se modifient pas avant la fécondation représentée en B. Ici, dès la pénétration du tube pollinique *t. p.*, les synergides *s.* se désorganisent ; un des deux noyaux mâles *n. m.* s'accole au noyau de l'oosphère, et l'autre au noyau secondaire *n. s.*

En ce qui concerne les éléments femelles, MÜRBECK (1901) remarque que, dans *A. alpina*, la division de l'œuf commence déjà

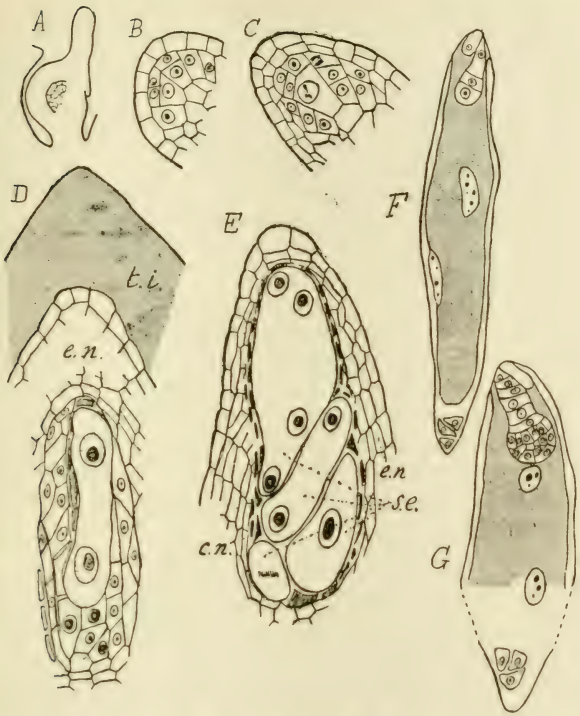


Fig. 14. — Développement parthénogénétique de l'embryon de l'*Alchimilla acutangula* Bus., d'après Sv. Mürbeck, 1901. — En *A*, coupe longitudinale d'un jeune carpelle où l'on distingue le massif cellulair grossi en *B*, dont quelques cellules sous-épidermiques se divisent, préparant la ou les cellules mères des sacs embryonnaires ; on en voit une en *C*, et on remarquera aussi le dédoublement partiel de l'épiderme. — *D* représente la coupe médiane d'un ovule presque mûr ; la suture des bords du tégument interne *t. i.* forme une voute sans micropile au-dessus de l'épiderme nucellaire *e. n.* qui s'est divisé un grand nombre de fois ; au milieu des cellules résidus de la division des cellules primordiales, on voit un jeune sac embryonnaire avec 2 noyaux ; en *E*, il y a 4 sacs embryonnaires, à des stades de division différents, qui digèrent les cellules nucellaires *c. n.* voisines. — Les figures *F* et *G* représentent deux sacs embryonnaires à embryons parthénogénétiques à divers stades de croissance. (Grossissements : $\left(\text{A}, \frac{65}{1}\text{ ; B, C, D, E, } \frac{230}{1}\text{ ; F, G, } \frac{140}{1}\right)$.

dans les boutons très jeunes, non encore ouverts, alors que les anthères dépourvues de pollen sont à peine formées. Un caractère particulier à cette forme consiste en la division, par des cloisons transversales, des cellules épidermiques (voir *Ficus hirta* de TREUB, fig. 2, A) et des cellules nucellaires; la cellule axile seule grossit sans se diviser et devient le sac embryonnaire qui ne tarde pas à écarter les cellules voisines et à occuper l'axe du nucelle. C'est alors que la division du noyau en huit selon le mode ordinaire fournit l'oosphère et les synergides. L'oosphère devient un embryon sans fécondation; les noyaux polaires qui donnent l'endosperme se fusionnent très tardivement (fig. 14).

Quant à l'*Alchimilla arvensis* qui fut étudiée comparativement, elle montre la division normale en tétradre de la cellule mère du sac embryonnaire; elle doit présenter à ce stade la réduction chromatique, mais MÜRBECK n'a pu le constater avec netteté. Par contre, le tégument interne de l'ovule prolifère et ne tarde pas à fermer par un tissu dense l'ouverture du micropile (comme dans le *Ficus hirta* et le *Wikstrœmia indica*) et la fécondation a lieu par chalazogamie, le tube pollinique pénétrant dans le sac embryonnaire par le bas.

STRASBÜRGER a complété ces observations par son étude très détaillée des *Alchimilla* citées plus haut. L'obstruction du micropile paraît spéciale à *A. arvensis*, car elle n'est pas signalée dans les autres formes, même parthénogénétiques. Quant aux divisions cellulaires qui donnent naissance au sac embryonnaire, elles semblent suivre tout d'abord les règles ordinaires. Les noyaux des cellules mères du sac se préparent à la division réductrice jusqu'au stade Synapsis; mais à ce moment, le mode de division change et devient analogue à une division purement végétative, sans réduction. Il y a donc indication de sexualité, mais si légère qu'il faut avec STRASBÜRGER désigner les cas de formation d'embryons d'Alchemille sans fécondation sous le titre d'Apogamie et non de Parthénogénèse, quoiqu'il y ait production de sac embryonnaire et distribution cellulaire en oosphère, synergides et antipodes. D'ailleurs MÜRBECK avait déjà montré que pour l'*Alchimilla sericata* les synergides peuvent donner des embryons au même titre que l'oosphère (fig. 15, C), si bien que dans le même groupe il y a des cas qui devraient être classés dans l'apogamie somatique, d'autres dans la parthénogénèse somatique. Nous retrouvons ici, entre formes voisines, une différen-

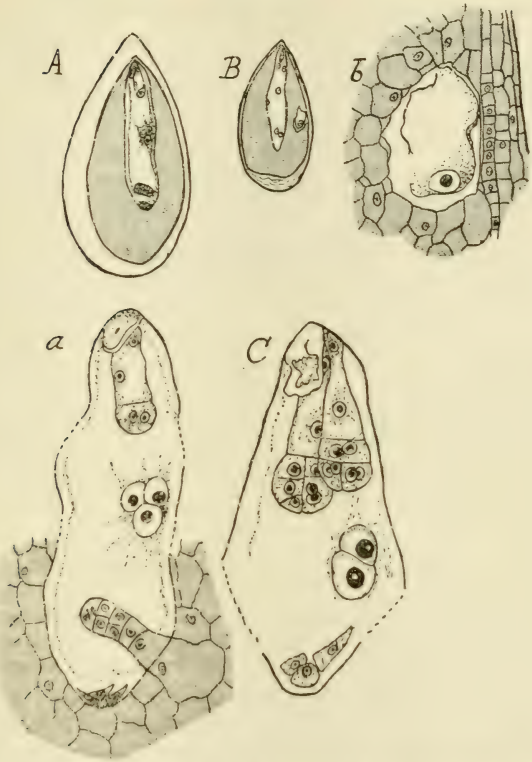


Fig. 15. — Curieuses anomalies dans la structure et le développement parthénogénétique des sacs embryonnaires d'*Alchimilla* d'après Sv. Murbeck, 1902.

A représente la coupe d'un ovule d'*A. pastoralis* dont le sac embryonnaire et une partie (teintée) du nucelle sont figurés en *a* $\left(\frac{150}{1}\right)$; on y voit une synergide, une oosphère en voie de division parthénogénétique, 3 gros noyaux polaires, 3 antipodes en régression et une cellule du nucelle bourgeonnant dans le sac embryonnaire.

B est la coupe d'un ovule d'*A. acutangula* montrant le sac embryonnaire central et une très grosse cellule dans le nucelle, représentée grossie en *b* $\left(\frac{150}{1}\right)$

C figure une coupe de sac embryonnaire d'*A. sericata* où l'on voit une synergide en regression, une oosphère donnant un embryon parthénogénétique, une synergide donnant un embryon parthénogénétique, deux noyaux polaires accolés et trois cellules antipodes,

ciation des caractères sexuels absolument comparable à celle des deux formes d'*Aspidium Filix fœmina var. clarissima,* ce qui indique que la distinction entre l'apogamie et la parthénogénèse établie par WINCKLER est purement théorique.

Les recherches de STRASBÜRGER ont porté aussi sur quelques formes des genres très polymorphes *Rosa* et *Rubus*. Les études cytologiques n'ont montré rien de particulier dans l'ovule de *Rosa rubiginosa* L., *canina* L., *cinnamomea* L. DINGLER a donné depuis des indications peu précises sur la possibilité de la parthénogénèse de *R. rubiginosa*, mais il faut en attendre une confirmation. Quant aux *Rubus fruticosus, biflorus, leucodermis* étudiés par STRASBÜRGER, ils exigent aussi la présence de pollen pour donner des embryons. LIDFORSS (1905 et 1907), qui a fait une étude très détaillée de l'origine et de l'hérédité de nombreuses formes suédoises de *Rubus*, n'a jamais obtenu de graines fertiles dans les nombreuses castrations qu'il a faites. Bien qu'il ait observé souvent la tendance à produire de faux hybrides au sens de MILLARDET, il est conduit à admettre qu'il n'y a pas de parthénogénèse dans le genre *Rubus*.

*
* *

10. PARTHÉNOGÉNÈSE DANS LES GENRES POLYMORPHES DE COMPOSÉES.

Si nous passons maintenant aux Composées polymorphes qui renferment des plantes parthénogénétiques, nous y trouvons des exemples très analogues à ceux que nous a fournis le genre *Alchimilla*. Les recherches les plus importantes sur ce sujet concernent les Epervières (*Hieracium*) et les Pissenlits (*Taraxacum*) qui ont été l'objet d'études approfondies de la part des auteurs scandinaves RAUNKIAER, OSTENFELD, MÜRBECK, JUEL et ROSENBERG (1903 à 1907).

RAUNKIAER (1903) classe les Pissenlits du Danemark en 8 espèces distinctes d'après la forme et les nombres (13 et 21) de bractées qui entourent l'involucre (fig. 16) et d'après la présence ou l'absence de pollen dans les anthères. Le *Taraxacum vulgare*, le plus commun, pousse partout; *T. Ostenfeldii* préfère les champs cultivés; *T. Gelertii*, les bois; *T. intermedium*, les prairies demi-humides; *T paludosum*, les prairies très humides. Le *T. erythrospermum* ne vit par contre que dans les endroits secs et sablonneux; le *T. speciosum* est localisé dans les champs bien fumés et bien ensoleillés. RAUNKIAER n'a trouvé qu'une seule fois *T. decipiens*.

Les *T. paludosum* observés étaient strictement femelles et, malgré leur isolement, ils ont donné des fruits abondants producteurs de plantes femelles. Il en fut de même de certains individus femelles de *T. vulgare*. Pour éviter toute cause d'erreur, RAUNKIAER fit une

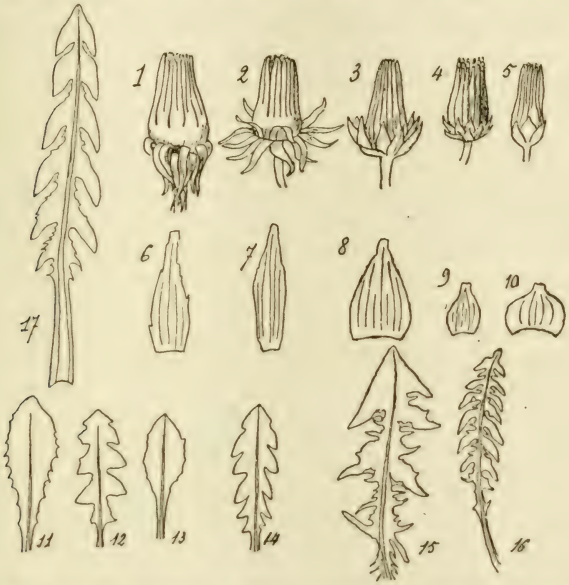


FIG. 16. — Formes danoises de Pissenlit (*Taraxacum*), d'après C. RAUNKIAER, 1903.

1 à 5 diverses formes de capitules,
6 à 10 diverses formes de bractées externes et internes des capitules,
11 à 17 diverses formes de feuilles caractéristiques des espèces :
T. vulgare L., fig. 1, 6, 7, 13 et 14.
T. Ostenfeldii RAUNK., fig. 6, 7, 11 et 12.
T. intermedium R., fig. 2, 6, 7 et 17.
T. Gelertii R., fig. 3, 8.
T. erythrospermum R., fig. 4, 9 et 16.
T. paludosum R. fig. 5 et 10.
T. decipiens R. fig. 15.

expérience très simple ; il coupa avec un rasoir la moitié supérieure des capitules non ouverts et supprima par cette opération les corolles, les anthères et les stigmates des fleurons ; malgré cette

castration violente, les ovaires donnèrent des achènes biens pleins et féconds, ne différant des achènes ordinaires que par le raccourcissement du bec portant l'aigrette.

Le résultat inattendu de cette expérience engagea l'auteur à faire l'épreuve de la parthénogénèse de Pissenlits exotiques, tels que certains *T. vulgare*, les *T. Gelertii* et *T. intermedium*, puis du *T. obovatum* du sud de l'Europe, du *T. glaucanthum* du Pamir, etc.... Toutes ces formes sont strictement parthénogénétiques. RAUNKIAER a cherché en vain des grains de pollen ayant germé sur les stigmates et, pour cette raison, il croit que tous les *Taraxacum* donnent des graines sans fécondation. Cependant il est possible qu'on observe ailleurs ou même au Danemark des cas de véritable fécondation. Quelques auteurs ont décrit comme hybrides certaines formes de passage d'un type à l'autre et FOCKE dit que la culture de graines de plantes intermédiaires entre *T. officinale* WIGG. et *T. palustre* D. C. lui a donné des individus différents. Il est intéressant de savoir que c'est dans l'espoir de produire le *T. intermedium* que RAUNKIAER a fait le croisement *T. vulgare* × *T. Gelertii* dont les produits identiques à *T. vulgare* furent reconnus parthénogénétiques.

L'hypothèse que les Pissenlits ne sont peut-être pas tous parthénogénétiques est rendue vraisemblable par les recherches d'OSTENFELD sur les *Hieracium* (1904). Un grand nombre d'espèces de ce genre, appartenant pour la plupart à la section des *Pilosella* donnent toujours des graines fertiles comme les *Taraxacum*, même si on enlève de très bonne heure les anthères et les stigmates des fleurs. On obtient le même résultat avec deux espèces du même groupe dont on peut isoler des individus strictement femelle; il existe aussi d'autres formes qui ne fournissent jamais de graines même s'ils sont observés dans la nature sans isolement; leur multiplication se fait strictement par stolons et par fragments de rosettes. Enfin, on connaît de nombreux d'hybrides d'*Hieracium* et certainement la fécondation de quelques espèces est possible.

Avant de passer à la discussion de l'origine probable de ces espèces parthénogénétiques, il faut dire quelques mots sur les particularités que présentent leurs éléments sexuels. Différentes formes des deux genres furent étudiées simultanément (1904) par JUEL, KIRCHNER, MÜRBECK. Ces deux derniers auteurs ont constaté sur *Taraxacum officinale*, *T. vulgare* et *T. speciosum* le développement de

l'oosphère du sac embryonaire sans fécondation préalable. D'après JUEL, la cellule mère du sac embryonnaire ne se divise qu'une fois (au lieu de 2) et elle renferme les 26 chromosomes des cellules végétatives ; il n'y aurait pas de réduction chromatique. Il faut donc classer les *Taraxacum* dans les cas de parthénogénèse somatique accompagnée comme dans les Alchemilles d'une division homotypique et non hétérotypique de la cellule mère du sac embryonnaire.

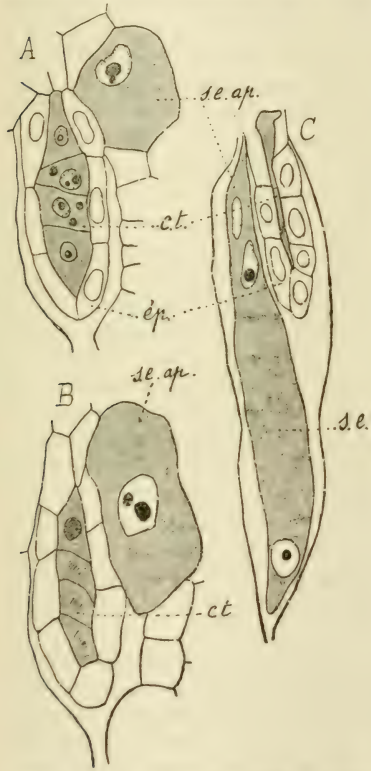


FIG. 17. — Formation de l'embryon d'*Hieracium flagellare*, d'après O. ROSENBERG, 1906.

A. Jeune ovule composé d'un épiderme de six cellules *ép.* et des quatre cellules en tétrade *c. t.* dont l'une devrait donner le sac embryonnaire. Une cellule épidermique *s.e.ap.* du carpelle très volumineux deviendra le sac embryonnaire aposporique.

B. Le jeune ovule comprimé régresse devant le développement du sac embryonnaire aposporique.

C. Les cellules en tétrade de l'ovule sont désorganisées et le sac embryonnaire aposporique *s. e.* qui donnera l'embryon est en voie de formation.

Quant aux *Hieracium*, on peut avec ROSENBERG (1906) étudier le développement des embryons parthénogénétiques de quelques Archihiéraciées (*H. excellens, H. flagellare*). On y observe souvent

la division normale en tétrade de la cellule mère du sac embryonnaire accompagnée de réduction chromatiqne (21 et 14 chromosomes au lieu de 42 et 30), mais il arrive parfois que la cellule mère ne se divise qu'une seule fois et l'une des deux cellules filles donne directement le sac embryonnaire, sans qu'on puisse dire s'il y a réellement réduction du nombre des chromosomes. Dans les deux cas, et souvent avant la division en tétrade, on peut apercevoir à la base du nucelle une grosse cellule qui se distingue bientôt des cellules voisines par la taille de son noyau et par son contenu cellulaire (fig. 17). Elle croît et comprime peu à peu les cellules en tétrade qui ne tardent pas à se désorganiser; la grosse cellule présente ensuite les caractères d'un sac embryonnaire avec huit noyaux, une oosphère, des synergides et des antipodes ordinaires. C'est l'oosphère de cette cellule nucellaire qui croît, se divise et donne naissance à l'embryon. Il y aurait donc dans *H. flagellare* et *H. excellens* une véritable aposporie, suivie d'une parthénogénèse somatique absolument comparable à celle de l'*Athyrium Filix fœmina* var. *clarissima* Bolton. Pourtant le phénomène est un peu moins régulier qu'on vient de le décrire. Assez souvent, le sac embryonnaire dérivé de la division en tétrade se développe aussi et il y a une sorte de concurrence pour la place entre les cellules différenciées sexuellement. Si le sac embryonnaire normal, à réduction chromatique, l'emporte, la fécondation doit être nécessaire pour la production d'un embryon; les autres embryons d'origine épidermique sont nettement apogames et comparables à ceux du *Taraxacum*. On observe même parfois deux embryons dérivés chacun d'un sac embryonnaire propre.

Cette possibilité de fécondation explique l'existence connue d'hybrides tels que *H. excellens* × *H. aurantium*, obtenu par Ostenfeld (1904, *b*), qui associe sur le même individu les caractères des Archihiéraciées (*excellens*) et des Piloselloïdées (*aurantium*).

Pour cette dernière espèce, Rosemberg prétend que les embryons naissent presque exclusivement par aposporie, le sac embryonnaire dérivant de la division d'une cellule épidermique du nucelle. Bien que ces faits demandent de nouvelles recherches, on ne peut s'empêcher de les rapprocher des phénomènes complexes que présente l'apogamie de l'*Alchimilla sericata* où Mürbeck (1902) a signalé le développement simultané et sans fécondation de l'oosphère et de l'une des synergides en embryons (fig. 15).

CONCLUSIONS.

De l'ensemble des faits examinés plus haut, qui donnent la plupart des cas de parthénogénèse ou d'apogamie connus dans les végétaux supérieurs, il résulte que le développement des embryons sans fécondation est une qualité particulière à quelques familles, à quelques genres de plantes. C'est un qualité actuelle, mais non phylogénétique; elle caractérise une ou quelques formes dans des groupes qui n'ont entre eux aucune relation de parenté (*Pteris, Aspidium, Nephrodium* et *Marsilia* parmi les *Cryptogames, Alchimilla, Ficus, Thalictrum, Antennaria, Hieracium* et *Taraxacum* parmi les *Phanérogames*).

C'est une qualité d'origine récente qui affecte quelques rares lignées (*Mercurialis annua* de Krüger, *Marsilia Drummondii*, *Antennaria alpina*) ou plusieurs formes affines (*Pteris, Aspidium*, *Nephrodium, Alchimilla, Hieracium*). Parfois aussi, elle se rencontre dans toutes les espèces d'un même genre (*Taraxacum*).

Les genres qui renferment plusieurs cas de parthénogénèse sont tous polymorphes. Sans doute, le développement de graines fécondes sans fécondation préalable favorise le polymorphisme; mais tous les genres polymorphes ne renferment pas nécessairement des lignées parthénogénétiques (*Rubus*).

La parthénogénèse semble cependant particulière à certaines familles peu homogènes (Urticacées) ou en voie d'extension (Rosacées, Composées) qui présentent de nombreux caractères d'irrégularité dans la distribution et l'organisation des fleurs. On pourrait objecter à cette conclusion qu'il est facile de constater la parthénogénèse dans les genres renfermant des espèces dioïques et monoïques; mais le nombre déjà considérable d'hybrides ou de castrations portant sur des plantes hermaphrodites, sans qu'il en résulte la production de graines, montre le peu de valeur de cette objection. En particulier, Raunkiaer et Ostenfeld ont effectué en vain la castration de plus de vingt espèces de Chicoracées sans obtenir de graines. Seuls, les Pissenlits et quelques Epervières ont donné des résultats immédiats.

Puisque la parthénogénèse caractérise des lignées d'origine récente, qu'elle affecte des genres et des espèces offrant des anomalies sexuelles, on peut admettre comme hypothèse provisoire qu'elle est due aux modes de variation connus pour modifier les qualités héréditaires des lignées et en même temps pour entraîner des dévia-

tions sexuelles considérables. Je laisserai de côté le parasitisme qui semble devoir être invoqué pour l'explication de la parthénogénèse de nombreuses Balanophoracées. Pour les autres cas, il est commode de rattacher l'origine de la parthénogénèse à des hybridations ou à des mutations récentes.

Ce n'est pas le moment de donner des preuves de la stérilité fréquente des hybrides d'espèces élémentaires ; on trouvera sur ce sujet de nombreux exemples cités par Gaertner (1849, p. 329 et p. 539), par Föcke (1881, p. 476), par H. de Vries (1903, p. 57). Les résultats des études de Tischler (1903 à 1907) sont particulièrement intéressants pour le sujet qui nous occupe. Les hybrides stériles offrent souvent des irrégularités dans la division en tétrade qui prépare les éléments sexuels ; le sac embryonnaire lui-même est souvent comprimé, détruit par la croissance des cellules nucellaires voisines ; les affinités réciproques des éléments sexuels disparaissent. On peut rappeler le fait signalé par Strasbürger à propos de *Alchimilla sabauda* Bus. Cette forme qui est parthénogénétique est un hybride de *A. gelida* Bus. × *A. pentaphylla* L., deux espèces dont le pollen est normal et germe bien. Le pollen d'*Alchimilla sabauda* est complètement avorté.

Mais il serait imprudent d'attribuer une origine hybride à toutes les formes parthénogénétiques que nous avons examinées. Tischler dit lui-même (1907, p. 381) que les irrégularités dans les divisions en tétrade ne doivent point être considérées comme caractéristiques de la nature hybride des plantes qui les présentent. Les plantes mutantes (Gates, 1906) offrent souvent des anomalies cytologiques analogues à celles des hybrides stériles en totalité ou en partie. Il se peut que la mutation ait joué un rôle plus important peut-être que l'hybridation dans la production de lignées parthénogénétiques.

Les mutantes de l'*Œnothera Lamarckiana*, les seules qui aient été l'objet d'études cytologiques, nous montrent des déviations sexuelles nombreuses. Le nombre double de chromosomes de l'*O. gigas*, l'avortement du pollen de l'*O. lata*, l'avortement presque complet des styles de l'*O. brevistylis* rappellent à bien des points de vue les anomalies de développement qu'on peut observer dans les lignées hybrides ou parthénogénétiques.

La prolifération et l'excès de croissance des cellules de l'assise nourricière des anthères de l'*O. lata*, qui d'après Julius Pohl (1896) dissocient et étouffent les cellules mères de grains de pollen peuvent

être avec intérêt rapprochées des phénomènes de lutte pour la place des sacs embryonnaires normaux ou d'origine épidermique de l'*Hieracium flagellare*.

*
* *

La parthénogénèse supplée à l'absence de fécondation entraînée par des anomalies sexuelles dues, soit à la mutation, soit à l'hybridation. Dans la plupart des cas, elle est d'origine secondaire, c'est-à-dire qu'elle apparaît dans des plantes à organes floraux persistants dont les ovaires ne sont pas fécondés. Dans les cas où, par atavisme, une ou quelques cellules du sac embryonnaire ont conservé la propriété de pouvoir se multiplier (cette qualité se traduit morphologiquement par l'absence de réduction chromatique), l'apogamie ou la parthénogénèse somatique permettent la persistance de la forme et sa propagation comme espèce ou variété parthénogénétique. La coexistence dans la même fleur de sacs embryonnaires possédant soit le nombre réduit, soit le nombre double de chromosomes (*Thalictrum*), l'affinité sexuelle de deux cellules indifférenciées de prothalle (*Nephrodium*), qui n'est qu'un des modes particuliers du rajeunissement des cellules provoqué d'ordinaire par la fécondation, l'évolution comparable en sacs embryonnaires de cellules épidermiques et de cellules nucellaires (*Hieracium*) peuvent être prises comme exemples très démonstratifs d'une des lois les plus importantes de la Pangénèse (Darwin et de Vries), à savoir que toutes les cellules, toutes les parties de l'individu possèdent, à l'état actif ou à l'état latent, les qualités mises en évidence par quelques cellules spécialisées.

*
* *

Ne peut-on tirer parti de cette étude pour éclaircir quelques points de la parthénogénèse artificielle des animaux ?

La réussite des expériences tentées par Loeb, Delage, Bataillon, est limitée à quelques groupes bien définis d'animaux. Les Echinodermes, et en particulier les Oursins, fournissent le matériel expérimental le plus favorable et, d'après Loeb (1907, p. 295), « O. et R. Hertwig, Driesch, Boveri, Vernon ont montré que presque toutes les espèces d'Oursins pouvaient se féconder entre elles. »

D'autre part, Bataillon (1908) constate que l'arrêt de développement des œufs hybrides de Batraciens (*Pelodytes punctatus*

× *Triton alpestris*, *Bufo calamita* × *T. alpestris*) est précédé de divisions plus ou moins anormales qui rappellent celles que donnent, avec les mêmes éléments femelles, la parthénogénèse provoquée artificiellement. Voilà deux faits qui mettent en évidence les relations possibles entre la parthénogénèse provoquée et l'hybridation.

Pour la mutation, les cas connus dans le règne animal sont trop peu étudiés pour qu'on puisse les invoquer ici ; toutefois, au point de vue du mécanisme général du développement parthénogénétique, on peut attirer l'attention sur l'opinion émise par Delage (1908, p. 485) : « Les phénomènes essentiels de la division cellulaire peuvent se ramener presque tous à des coagulations et à des liquéfactions de colloïdes protoplasmiques, se succédant dans un ordre déterminé, à des places déterminées ». La coagulation provoquée de la membrane vitelline, la dissolution de la membrane nucléaire seraient les deux premiers phénomènes de l'évolution de l'œuf parthénogénétique.

Sans vouloir donner une grande importance aux faits qui vont suivre, il me paraît utile d'attirer l'attention sur des caractères de coagulation ou de dissolution localisées de réserves, fréquentes dans le règne végétal, qui sont, tantôt héréditaires, tantôt provoquées par les variations du milieu ambiant. On sait que l'albumen du Maïs est ordinairement amylacé ; par mutation, j'ai obtenu (1907) une variété de la forme *Zea Mays praecox* à albumen, tantôt granulé, tantôt ridé, et ce caractère est héréditaire. Il correspond à la perte de la qualité de coagulation des réserves et se comporte dans les croisements comme un caractère mendélien. D'autre part, on sait que la maturité très hâtive des grains (Orge, Blé) provoque leur glaçage, c'est-à-dire la transformation incomplète des réserves sucrées en amidon ; les grains glacés définissent en outre des variétés stables connues sous le nom de Blés durs (*Triticum durum*).

Ainsi le même caractère (absence de coagulation ou coagulation incomplète) peut affecter des cellules spécialisées (albumen résultant d'une fécondation préalable), soit à la suite de mutation et alors le caractère est héréditaire, soit par des changements de milieu (dessication rapide) et alors le caractère est soumis à des fluctuations.

Il est possible qu'aux espèces animales favorables à la production artificielle de la parthénogénèse correspondent des lignées parthénogénétiques héréditaires, et que, de plus, la tendance à la parthénogénèse se comporte comme un caractère mendelien.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BATAILLON, E. (1908). — Les croisements chez les Amphibiens au point de vue cytologique. (*C. R. Ac. Sc., Paris,* t. CXLVII, p. 642).

BARY, A. DE (1878). — Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. (*Bot. Zeit.,* t. 36, pp. 449, 465 et 481).

BERNHARDI (1830). — Sur la formation des graines sans l'aide de la fécondation. (*Ann. Sc. Nat. Bot.,* 2e sér., t. XII, p. 362).

BEYERINCK, W. J. (1904). — *Chlorella variegata,* ein bunter Mikrobe. (*Recueil des travaux bot. Neerlandais,* I, pp. 14-28).

BITTER, G. (1904). — Parthenogenesis und Variabilität der *Bryonia dioïca.* (*Abh. Naturw. Verens Bremen,* t. 18, pp. 99-107, d'après *Bot. Cent.,* t. 99. p. 294).

BLARINGHEM, L. (1907). — Mutation et traumatismes. (*Bull. scient. de la Fr. et de la Belg.,* t. XLI, pp. 1-248).

BLARINGHEM, L. (1907). — Production d'une variété nouvelle d'Epinards, *Spinacia oleracea* var. *polygama.* (*C. R. Ac. Sc., Paris,* t. CXLVII).

BRAUN, A. (1856). — Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. (*Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin*), 1856, pp. 311-376), résumé dans (*Ann. Sc. nat. Bot.* (1857), 4e sér., t. 7, pp. 228-246).

BRAUN, A. (1859). — Ueber Polyembryonie und Keimung von Cœlebogyne (*Abh. d. Kgl. Ak. d. W. zu Berlin,* 1859 ; extrait dans (*Ann. Sc. Nat. Bot.,* (1860), 4e sér., t. 14, pp. 5-38).

CAMERARIUS, R. J. (1691 *a*). — Semina mori subventanea. (*Ephemerid. Germ.,* Dec. II, Ann. IX, p. 212).

CAMERARIUS R. J. (1691 *b*). — Ova mercurialis subventanea. (*Ephem. Germ.,* Dec. II, Ann. X, p. 90).

CAMERARIUS, R. J. (1694). — De Sexu plantarum epistola. (*Ephem. Germ.,* Dec. III, Ann. III, p. 31). Voir traduction allemande par M. MOBIUS (*Ostwald's Klassiker*, n° 105).

DARWIN, C. (1868). — De la Variation des animaux et des plantes. (Traduction Barbier, Paris 1880, t. II, pp. 369-425).

DELAGE, Y. (1908). — Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. (*Arch. de Zool. expérim. et génér.*, 4e sér., t. VII, pp. 445-506).

FARMER, J.-B., MOORE, T. E., and Miss DIGBY, L. (1903). — On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note on Apogamy. (*Proceed. of the Roy. Soc. London,* t. 71, pp. 453-457).

FARMER, J.-B. and Miss DIGBY, L. (1907). — Studies in Apospory and Apogamy in Ferns (*Ann. of Bot.,* t. 21, 1907, p. 161).

FOCKE, W. O. (1881). — Die Pflanzen-Mischlinge, Berlin.

FOCKE, W. O. (1890). — Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blüthenpflanzen (*Abh. d. Naturf. Ver. Bremen,* t. XI, p. 422).

GASPARRINI, G. (1846). — Origine de l'embryon dans les graines des plantes phanérogames (*Ann. Sc. Nat. bot.,* 3e sér., t. V, pp. 305-312).

GAERTNER, C. (1849). — Versuche und Beobachtungen ueber die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart.

GATES, R. R., (1907). — Hybridization and germ cells of *Œnothera* mutants. (*Bot. Gaz.*, t. 44, p. 1-21).

GIARD, A. (1899). — Parthénogénèse de la macrogaméte et de la microgaméte des organismes pluricellulaires. *Cinquanten. de la Soc. de Biologie, Paris,* p. 654.

GIARD, A. (1904 *a*). — Tonogamie. La chose et le mot. (*C. R. Soc. de Biolog., Paris,* t. LVI, p. 479).

GIARD, A. (1904 *b*). — Sur la parthénogénèse artificielle par dessèchement physique. (*C. R. Soc. de Biol., Paris,* t. LVI, p. 594).

GIROU DE BUZAREINGUES (1828). — La Génération. Paris, in-8°.

GIROU DE BUZAREINGUES (1829). — Expériences sur la génération des plantes. (*Ann. Sc. Nat.*, sér. I, t. 16, pp. 140-143).

GIROU DE BUZAREINGUES (1830). — Expériences sur la génération des plantes. (*Ann. Sc. Nat.,* sér. I, t. 19, pp. 297-305).

GIROU DE BUZAREINGUES (1833). — Expériences sur la génération des plantes. (*Ann. Sc. Nat.,* sér. I, t. 30, pp. 398-410).

GUÉRIN, P. (1904). — Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. Paris.

GUIGNARD, L. (1899). — Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. (*C. R. Ac. Sc., Paris,* t. CXXVIII, pp. 864-876).

GUIGNARD, L. (1900). — L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. (*Ann. Sc. Nat. Bot.,* 8e sér., t. XI, pp. 365-387).

HEGELMAIER, F. (1897). — Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Allium odorum* L. (*Bot. Zeit.*, t. 55, pp. 133-140).

HEGELMAIER, F. (1903). — Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* JACQU. (*Berichte d. d. bot. Ges.*, t. 21, pp. 6-19).

JOHANNSEN, W. (1903). — Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien, Jena.

JUEL, O. (1898). — Parthenogenesis bei *Antennaria alpina.* (*Bot. Centrabl.*, t. 74, pp. 369-372).

JUEL, O. (1900). — Vergleichende Untersuchungen ueber typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria.* (*K. Svensk. Vetensk. Ak. Handl.*, t. 33, pp. 1-39) d'après [*Bot. Cent.*, t. 86, p. 123].

JUEL, O. (1908). — Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum* (*Arkiv for Botanik,* t. II) d'après WINKLER, 1908.

KARSTEN (1860). — De la vie sexuelle des plantes et de la parthénogénèse. (*Ann. Sc. Nat. Bot.,* 4e sér., t. XIII, p. 252).

KLEBS, G. (1896). — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena.

KIRCHNER (1904). — Parthenogenesis bei Blütenpflanzen (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. (83)-(97)).

KRUGER, W. (1908). — Ueber ungeschlechtliche Fortpflanzung und dach Enstehen weiblicher individuen durch Samen ohne Befruchtung bei *Mercurialis annua* und anderen dioïcischen Pflanzen. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 26, pp. 333-342).

LECOQ (1827). — Recherches sur la reproduction des végétaux. Clermont (d'après de CANDOLLE, A, Introduction à la Botanique, t. I, p. 549).

LIDFORSS, B. (1905). — Studier öfver artbildningen inom Släktet *Rubus*. (*Arkif for Botanik*, t. IV, n° 66, pp. 1-41).

LIDFORSS, B. (1907). — Studier öfwer artbildningen inom Släktet *Rubus* II. (*Arkif for Botanik*, t. VI, n° 16, pp. 1-43).

LOEB, J. (1906). — La dynamique des phénomènes de la vie. Traduction française de DAUDIN et SCHŒFFER, Paris, 1908.

LOTSY, J. P. (1899). — *Balanophora globosa* JUNGH., Eine wenigsten örtlich verwitterte Pflanze. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, t. XVI, pp. 174-186).

LOTSY, J. P. (1901). — *Rhopalonecmis phalloïdes* JUNGH. A morphological-systematical study. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, t. XVII, pp. 73-101).

DE MARTI (1791). — Experimentos sobre los y fecondacion de las plantas. Barcelone, 1791 (d'après de CANDOLLE, A. Introduction à la botanique, t. I, p. 548).

MASSART, J. (1905). — Origine polyphylétique des modes d'alimentation, de la sexualité et de la mortalité chez les organismes inférieurs. (*Bull. Jard. bot. de l'État*, Bruxelles, vol. I, fasc. 6.)

MEEHAN, Th. (1899). — Parthenogenesis. (*Proceed. of the Acad. of the Nat. Sc. Philadelphia*, n° XIII, p. 97).

MURBECK, Sv. (1901). — Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. (*Lund's Univ. Aarskrift*, t. 36, 2e, n° 7).

MURBECK, Sv. (1902). — Ueber Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogentischen Arten der Gattung *Alchimilla*. (*Lund's Univers. Aarskrift*, t. 38, 2e part., n° 2).

MURBECK, Sv. (1904). — Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. (*Bot. Notiser*).

NATHANSOHN, A. (1900). — Ueber Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. (*Bericht. d. deut. bot. Ges.*, t. XVIII, pp. 99-109).

NAUDIN, C. (1856). — Observations relatives à la formation des graines sans le secours du pollen. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. XLIII, n° 10).

OSTENFELD, C. H. (1904 *a*). — Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium*. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. 376-381).

OSTENFELD, C. H. (1904 *b*). — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtenentwickelung bei der Gattung *Hieracium* (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, p. 537).

OSTENFELD, C. H. (1906). — Castration and Hybridisation Experiments with some Species of Hieracia. (*Bot. Tidsstrift*, t. 27, p. 225-248).

OVERTON, J. N. (1902). — Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. (*Botan. Gazette*, t. 33, pp. 363-375).

OVERTON, J. N. (1904). — Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. 274-283).

RADLKOFER (1857). — Sur la véritable parthénogénèse dans les plantes. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4e sér., t. VII, pp. 247-252).

RAUNKIAER, C. (1903). — Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebotte (*Taraxacum*). (*Botan. Tidsskrift*, t. 25, p. 109-140).

RAUNKIAER, C. og OSTENFELD, C. H. (1903). — Kastreringforsäg med *Hieracium* og andre Cichoriœ. (*Bot. Tidsskrift*, t. 25, pp. 409-413).

ROSENBERG, O. (1906). — Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 24, p. 157-161).

ROSENBERG, O. (1907). — Cytological Studies on the apogamie in *Hieracium*. (*Botan. Tidsskrift.*, t. 28, pp. 143-170).

SHAW, W. R. (1907). — Parthenogenesis in *Marsilia*. (*Bot. Gazette*, t. 24, p. 114).

SIEBOLD, C. Th., VON (1856). — Wahre Parthenogenesis bei den Schmetterlingen und Bienen.

SMITH, J. (1841). — Notice of a Plant which produces Seeds without any apparent Action of Pollen. (*Trans. of. Linn. Soc. London*, t. 18, p. 509).

SOLMS-LAUBACH, H., GRAFF ZU (1882). — Die Herkunft, Domestication und Verbreitung der gewöhnlichen Feigenbaums (*Ficus Carica* L). (*Abh. d. K. Ges. d. Wiss. zu Gottingen*, t. 28).

SOLMS-LAUBACH, H., GRAFF ZU (1885). — Die Geschlechter differenzirung bei den Feigenbäumen. (*Bot. Zeit.*, t. 43, pp. 513, 529, 545, 561).

SPALLANZANI (1785). — Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes. Genève.

STRASBÜRGER, E. (1878). — Ueber Polyembryonie (*Ien. Zeits. f. Naturv.*, t. 12. pp. 648-670) d'après (*Just's Iahresbericht.*, 1878).

STRASBÜRGER, E. (1904). — Die Apogamie des Eualchimillen und Allgemeine Gesichtspunckte, die sich aus ihr ergeben. (*Jahr. f. wiss. Botan.*, t. 41, pp. 88-164).

STRASBÜRGER, E. (1907). — Apogamie bei *Marsilia*. (Flora, t. 97, pp. 123-191).

TIEGHEM, P. VAN (1896). — Sur l'organisation florale des Balanophoracées. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. 43, pp. 295-309).

TISCHLER, G. (1903). — Ueber Embryosack-Obliterationen bei Bastardpflanzen. (*Bot. Centralb., Beihefte*, t. 15, pp. 408-420).

TISCHLER, G. (1906). — Ueber die Entwickelung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes* Hybriden. (*Jahrb. f. w. Botan.*, t. 42, pp. 545-578).

TISCHLER, G. (1907). — Weitere Untersuchungen ueber Sterilitätsursachen be-Bastardpflanzen. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 25, pp. 376-383).

TRETJAKOW, S. (1895). — Die Beteiligung des Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 13, pp. 13-17).

TREUB, M. (1898). — L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, t. 15, pp. 1-22).

TREUB, M. (1902). — L'organe femelle et l'embryogénèse dans le *Ficus hirta* WAHL. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2e sér., t. 3, pp. 124-157).

TREUB, M. (1905). — L'apogamie de l'*Elatostema acuminatum* BRONGN. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2e sér., t. 5, pp. 141-152).

UEXHÜLL-GYLLENBRAND, VON (1908). — Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechter-vertheilung bei den Compositen. (*Bibl. Botanica*, Heft 52).

VRIES, H. DE (1889). — Intracellulare Pangenesis. Iena.

VRIES. H. DE (1901 et 1903). — Die Mutationstheorie. 2 vol. Leipzig.

WENT, F. A. and BLAAUW, A. H. (1905). — A case of apogamy with *Dasylirion acrotrichum* ZEWC. (*Recueil, Trav. bot. Neerl.*, t. II, pp. 223-234).

WINKLER, H. (1904). — Ueber Parthenogenesis bei *Wikstrœmia indica* L. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. 573-580).

WINKLER, H. (1906). — Ueber Parthenogenesis bei *Wikstrœma indica* L. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2e sér., t. V, pp. 268-276).

WINKLER, H. (1908). — Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche (*Progressus Rei Botanicae*, t. II, pp. 293-454). [Monographie importante sur l'apogamie, la parthénogénèse et la parthénocarpie dans le règne végétal où l'on trouvera un index bibliographique très complet du sujet].

YAMANOUCHI, SH. (1907). — Apogamie in *Nephrodium*. (*Bot. Gazette*, t. 44, pp. 142-146).

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

CHAPITRE I. — Historique et définitions 113
1. Historique 113
2. Discussion de quelques cas douteux 116
3. Sexualité et parthénogénèse 122
4. Division du sujet. Définitions 126

CHAPITRE II. — Bourgeonnement. Apogamie des Cryptogames 128
5. Bourgeonnement des annexes embryonnaires 128
6. Apogamie et Parthénogénèse des Cryptogames vasculaires 134
7. Lignées apogames et parthénogénétiques 141

CHAPITRE III. — Apogamie et Parthénogénèse des Phanérogames 143
8. Cas isolés de Parthénogénèse 143
9. Parthénogénèse dans les genres polymorphes de Rosacées 150
10. Parthénogénèse dans les genres polymorphes de Composées 156

CONCLUSIONS 161

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 165

Etienne RABAUD
Maître de Conférences à la Sorbonne

NOTES CRITIQUES SUR LES MŒURS DES POMPILES

D'excellents observateurs ont apporté à l'histoire des Pompilides de très importantes contributions et l'on peut dire qu'à l'heure actuelle cette histoire est connue dans ses grands traits.

Cependant, les problèmes que soulève l'étude de ces Insectes sont d'une telle complexité que l'on n'encourt guère le risque de tomber dans d'inutiles redites en apportant quelques documents nouveaux. Il ne s'agit point ici, bien entendu, de détails anatomiques plus ou moins précis. Sans doute, ces détails ne sont point négligeables ; mais la portée qu'ils peuvent avoir est incontestablement subordonnée à celle des questions d'ordre psychologique.

C'est sur celles-ci que je me propose plus particulièrement d'insister. Le déterminisme des actes des Pompiles est à peu près complètement inconnu ; il ne paraît d'ailleurs pas avoir joué un rôle important dans les préoccupations des observateurs. La plupart d'entre eux s'en sont tenus à des descriptions exactes, dominées souvent par une interprétation à tournure plus ou moins anthropomorphique. J.-H. Fabre a tenté de cristalliser les faits et gestes des Insectes en général, et des Pompiles en particulier, dans une immuable succession d'actes inconscients, toujours identiques à eux-mêmes, exprimant un finalisme rigide qui exclut toute tentative de recherche. Après lui cependant, d'autres sont venus : Ch. Ferton, F. Picard, G. et E. Peckham qui, d'une façon plus ou moins explicite, ont fait ressortir la variabilité du procédé, au gré des circonstances. Mais ces circonstances ne sont malheureusement pas toujours recherchées : la variabilité est une constatation simple, quand elle n'est pas entourée d'explications purement subjectives.

Les observations que je vais rapporter tendent à montrer la variabilité des actes chez les Pompiles ; je m'efforcerai, en même temps, de rechercher les données capables de mettre sur la voie du

déterminisme de ces actes. L'analyse complète de ce déterminisme est extrêmement ardue; c'est elle, cependant, que l'on doit actuellement se proposer de faire; et je ne doute point que les observateurs y parviennent, s'ils s'efforcent de ne point substituer leurs conceptions personnelles aux actions que subit l'Insecte.

I.

Quel est le sens qui guide les Pompiles?

La question a été posée par CH. FERTON [1] à propos de *Pompilus vagans* COSTA. Les individus de cette espèce vont à la recherche des Araignées des genres *Lycosoïdes* et *Nemesia:* ils les découvrent dissimulées dans leurs terriers. CH. FERTON pense que l'odorat seul peut guider *P. vagans* dans sa recherche. Il est possible que l'odorat soit particulièrement développé chez ce Pompile; mais bon nombre d'autres espèces paraissent infiniment moins bien douées à cet égard. Divers auteurs, GOUREAU l'un des premiers [2], F. PICARD tout récemment chez *Pompilus viaticus* L. [3], ont noté la difficulté très grande qu'éprouvent ces Hyménoptères à retrouver une Araignée, si celle-ci a été déplacée. F. PICARD relate, en outre, de singulières méprises: *P. viaticus* s'élançant sur une *Cicindela hybrida*, sur une Fourmi, Insectes qui exhalent des odeurs évidemment différentes de l'odeur exhalée par une Lycose.

J'ai fait, pour ma part, des observations de même sens: un *Pseudagenia carbonaria* SCOP. poursuivait un jeune *Agelena labyrinthica* CLERCK [4]. La toile de cette Araignée formait un dédale de couloirs superposés et passant les uns dans les autres au milieu des feuilles d'un *Rubus*. L'Hyménoptère courait sur la toile

---

(1) CH. FERTON. *a*) Notes pour servir à l'histoire de l'instinct des Pompilides. Act. de la Société linnéenne de Bordeaux, 1891, t. XLIV; *b*) Nouvelles observations sur l'instinct des Pompilides. *Ibid.*, 1897, t. LII.

(2) GOUREAU. Observations détachées pour servir à l'histoire de quelques insectes. Ann. Soc. ent. Fr., t. VIII, 1839, p. 539. — GOUREAU ne spécifie ni le Pompile ni l'Araignée.

(3) F. PICARD. Notes sur l'instinct de *Pompilus viaticus*. Feuille des jeunes Naturalistes, 1er mai 1904.

(4) Je dois la détermination précise des Pompilides à M. Jules DE GAULLE et celle des Araignées à M. Eugène SIMON; je les remercie à nouveau de leur extrême obligeance.. — Mes observations ont été faites à Saint-Affrique (Aveyron).

aussi bien que l'Araignée même ; il pourchassait sa victime, marchant à une allure saccadée, les ailes animées d'un frémissement constant, manifestant une grande agitation. Il avançait sans hésitation, tournant et retournant, s'engageant à fond dans le labyrinthe. Devant lui, l'Araignée détalait ; parfois elle parvenait à se dissimuler et s'arrêtait soit sous une feuille, soit dans un coin de sa toile. Le Pompile, alors, inspectait dans tous les sens, poussait même des pointes assez loin, puis revenait, explorait partout, pénétrait dans les divers couloirs, sans que son allure trahisse aucune crainte. Plusieurs fois, il lui arriva de passer tout près de l'Araignée ; mais il ne la voyait pas et s'égarait dans une autre direction, tandis que sa victime s'enfuyait dans un sens opposé.

Quelques jours après je rencontre un *Pompilus sp.* poursuivant une jeune *Epeira redii* Scop ♀ sur un mur de pierres sèches, hérissé de nombreuses aspérités. Chaque fois que l'Insecte atteignait l'Araignée, celle-ci se laissait choir subitement, retenue à la saillie d'une pierre par un fil. Elle restait suspendue un certain temps au-dessus du sol, puis remontait. Le même jeu recommença à diverses reprises. Chaque fois, après la disparition subite de l'Araignée, le Pompile se mettait en quête, courant en tout sens sur le mur, s'écartant plus ou moins. Jamais il ne tentait de saisir sa proie suspendue dans le vide ; il ne paraissait pas même se rendre compte de la direction qu'elle avait prise. Tout se passait comme s'il ne la voyait ni ne la sentait.

Je trouve sur mon chemin un *Priocnemis variabilis* Rossi traînant un *Chiracanthium punctorium* Villiers. J'effraye involontairement l'Insecte, qui s'enfuit abandonnant sa prise ; je déplace celle-ci. Lorsque le Pompile revint, il piqua droit sur l'endroit où il s'était précédemment arrêté ; comme la place était vide, il chercha et il chercha durant un quart d'heure environ, passant fréquemment à côté de l'Araignée sans y prendre aucunement garde ; il ne retrouva l'Araignée que lorsque je l'eus replacée approximativement à l'endroit même où elle avait été abandonnée.

Le sens qui guide divers Pompiles dans leur chasse ne peut donc être l'odorat ; c'est probablement la vue, mais une vue assez courte, car l'objet est seulement reconnu lorsqu'il se trouve presque en contact. Il suffit que l'Araignée s'éloigne brusquement, pour que sa

trace soit complètement perdue. Le Pompile passe à côté de sa victime, presque sur elle, sans s'arrêter. Remarquons, d'ailleurs, qu'il ne paraît pas chercher à se guider par l'odorat ; aucune attitude ne permet de croire qu'il suive ou essaye de suivre une piste ; il se met en quête sans méthode apparente, paraissant ne compter que sur ses yeux. Parfois il s'élève de quelques centimètres au-dessus du sol, comme pour embrasser du regard une assez grande étendue ; mais, en réalité, il ne paraît pas en tirer avantage, et si la vue le guide, c'est une vue à courte distance. La ressemblance est frappante entre les diverses espèces : seul, le *Pompilus vagans* se comporte d'une façon différente : c'est une exception rare qui traduit une adaptation spéciale, en relation avec les mœurs des Araignées qu'il pourchasse.

II

L « attention » chez les Pompiles.

Un autre phénomène, que j'ai constamment observé, et que les auteurs négligent d'examiner, c'est l' « attention » soutenue, très exclusive, du Pompile en chasse ou porteur d'une Araignée. Il est vraiment difficile de détourner l'insecte de son occupation. J'ai pu saisir et renfermer dans un tube *Pseudagenia carbonaria* Scop. avec sa victime et, non seulement il ne fit aucun mouvement pour s'enfuir, mais il continua à aller et venir d'un bout à l'autre du tube, traînant son Araignée. Au bout d'une heure environ, il se décida à lâcher prise et à courir avec agitation comme s'il cherchait une issue. S'il arrive que, mettant en fuite un Pompile, on lui fasse abandonner sa proie, il s'éloigne, mais reste à courte distance, pour revenir rapidement à son point de départ. C'est ce que j'ai vu avec *Priocnemis variabilis* Rossi qui, chassé par trois fois, reparut et se dirigea droit vers son point de départ.

Je ne sais exactement quelle conclusion il convient de tirer de ces faits qui concordent avec les indications plus ou moins explicites des auteurs. Sans doute, on a déjà remarqué que lorsqu'un Insecte accomplit un certain acte, un certain nombre d'autres se trouvent inhibés. Mais je ne vois là que l'indication d'un fait ; il reste à trouver l'origine de l'inhibition, à savoir si elle provoque ce que j'appelle « attention » à défaut d'un terme meilleur, ou si c'est de l'« attention » que dérive l'inhibition.

De toutes façons, je ne crois pas qu'il soit possible de mettre cette attraction impérieuse vers un but déterminé, sur le compte d'un *instinct* irréductible. L'Insecte qui revient obstinément se brûler à la chandelle, malgré tous les efforts destinés à le chasser, réagit à une influence extérieure à lui ; la réaction ne répond à aucune nécessité individuelle ou spécifique : je ne puis cependant me défendre de soupçonner une certaine parenté entre la réaction dont l'effet est nuisible à l'individu et la réaction dont l'effet concourt à la pérennité de l'espèce.

On a coutume de concevoir que la réaction des Pompiles appartient à un groupe de phénomènes vaguement surnaturels, parce que la nature des effets produits laisse entrevoir un but déterminé ; et l'on admet, au contraire, assez volontiers, un phénomène plus voisin de la réalité, quand les effets n'ont plus cette même apparence finaliste. Au fond, la signification que nous accordons au premier phénomène est purement subjective, tandis que nous considérons le second phénomène d'une façon beaucoup plus objective. En multipliant les observations, en les comparant, on parviendra peut-être à relier deux ordres de faits qui paraissent si différents ; on y parviendra en les rattachant à l'une ou l'autre des notions de *tropisme*, de *sensibilité différentielle* ou d'*associations simples* dont Loeb et G. Bohn ont montré, tout à la fois, l'importance et la complexité. Les « erreurs » attribuées aux Pompiles, telle l'erreur, signalée par F. Picard, de *P. viaticus* se précipitant sur une Fourmi ou sur une Cicindèle, me paraissent de nature à appuyer ce point de vue ; de même, le fait relaté par Ch. Ferton : une Lycose marchait sur un *P. viaticus* ; mais aussitôt, elle s'enfuit, tandis que le Pompile, au lieu de tirer profit d'une erreur qui facilite sa chasse, s'envole de son côté.

Les quelques observations que j'apporte, même s'ajoutant à celles qui sont déjà connues, sont insuffisantes pour alimenter un débat profitable ; elles nécessitent et légitiment simplement une brève indication.

III.

La capture et la mutilation des proies.

La connaissance que nous avons de tous les actes des Pompiles est dominée, dans son ensemble, par l'impression de mystérieux

que ces actes ont produit sur les premiers observateurs. Ceux-ci, même, paraissent s'être appliqués et complus à en aggraver le mystère. Que n'a-t-on pas dit, depuis J.-H. Fabre, sur la préscience anatomique des Sphex, des Bembex, des Pompiles ? D'un coup d'aiguillon, portant à l'endroit précis, le Pompile atteindrait sans erreur le ganglion thoracique ! La réalité n'est pas aussi surnaturellement simple et, quand on regarde avec les yeux du naturaliste, l'unique coup d'aiguillon se multiplie étrangement. Je puis, à cet égard, confirmer nettement les indications précises de Ch. Ferton. Tandis qu'il a vu *Priocnemis affinis* Lind. piquer deux fois seulement sa victime, il a observé *Pompilus pulcher* Fabr. et un *Priocnemis*, voisin de *P. opacus* J. Perez, s'obstinant à larder l'Araignée de nombreux coups d'aiguillon. C'est bien ainsi que procèdent *Pseudagenia carbonaria* et *Pompilus sp.* ; la multiplicité des coups d'aiguillon est incontestable. Lorsque, après une poursuite plus ou moins mouvementée, l'Hyménoptère parvient à saisir l'Araignée, celle-ci se débat faiblement sans se défendre et l'on aperçoit nettement l'abdomen du ravisseur animé de mouvements précipités dont chacun correspond à un coup d'aiguillon. Très rapidement, l'Araignée devient inerte. Le corps-à-corps dure quelques secondes à peine ; pendant ce court instant, le Pompile a donné, au moins, une vingtaine de coups d'aiguillon un peu dans tous les sens, atteignant de préférence le céphalothorax : je n'oserais pas affirmer que quelques-uns ne s'égarent dans la région de l'abdomen.

Je ne sais si, comme l'affirme Ferton, ces coups répétés répondent à une dépense inutile de force et de venin ; dans tous les cas, cette multiplicité ne témoigne pas d'un instinct infaillible.

Quoi qu'il en soit, l'acte n'en est pas moins curieux et son origine obscure. On peut y voir la modification d'un acte primitivement défensif, tel qu'il existe encore chez nombre d'autres Hyménoptères ; mais le passage entre les deux nous échappe complètement. L'examen comparatif de diverses espèces et de divers individus de même espèce fournirait, sans doute, d'instructives variations ; tout est à faire.

Également obscure, quant à ses origines, est une pratique de certains Pompiles, déjà signalée par Goureau, Ch. Ferton, G. et E. Peckham, que j'ai moi-même observée dans des circonstances

intéressantes, car elle marque la variabilité évidente des actes d'un individu à l'autre.

Lorsque *Pseudagenia carbonaria* eut capturé et paralysé *Agelena labyrinthica*, il n'essaya point d'emporter aussitôt sa prise, mais il se mit, incontinent, à la mordre vigoureusement. Je ne me rendis très exactement compte de ce qui se passait qu'après m'être emparé du Pompile et de sa victime : celle-ci avait perdu toutes ses pattes ambulatoires, sauf l'antérieure gauche ; les pattes mâchoires restaient intactes.

Goureau, en 1839, a constaté l'amputation portant sur six pattes dans un cas, sur huit pattes dans un second cas. Il n'a point assisté à l'opération ; mais il suppose qu'elle a pu se substituer à l'action du venin. « Il n'était pas nécessaire, écrit-il, que ces Araignées fussent blessées par l'aiguillon venimeux des insectes chasseurs ; elles étaient hors d'état de s'échapper » (1). Les faits actuellement connus infirment cette hypothèse.

Ch. Ferton note l'amputation des pattes effectuée par un *Agenia* et par un *Pompilus*. D'après cet auteur, l'acte est *postérieur* à un essai de transport : les pattes déterminant une gêne, l'Hyménoptère les supprime.

Les observations de G. et E. Peckham (2), sur *Pompilus fuscipennis* fournissent des indications semblables quant au moment où est pratiquée la mutilation : sans paraître arrêté par un obstacle, l'insecte cesse de traîner et se met à mordre les pattes près de leur point d'insertion ; il en détache deux. Le procédé paraît assez habituel chez *P. fuscipennis ;* mais le nombre des pattes supprimées est variable. G. et E. Peckham admettent que cet acte s'accomplit quand le moment est venu de faire entrer l'Araignée dans le nid du Pompile : la section des pattes aurait pour but de faciliter la pénétration, le Pompile diminuant sa proie, au lieu d'élargir son terrier. Même, l'Insecte se contenterait de mordre les pattes pour les assouplir ; la section complète résulterait d'un simple accident. Les observateurs ont vu, une fois, le Pompile ramener au dehors une Araignée qu'il ne pouvait faire entrer, mordre la base des pattes et parvenir enfin, après quelques efforts, à l'insinuer dans le trou. Dans

(1) Goureau. *Op. cit.*, p. 541.

(2) G. W. Peckham and E.-G. Peckham. On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps. Wisconsin geol. and nat. hist. Survey. Bull. nº 2, 1898.

tous les cas, le mordillement des pattes n'aboutit pas nécessairement à la mutilation : sur la plupart les Araignées examinées, G. et E. Peckham ont pu constater, sinon l'ablation des membres, du moins des traces évidentes de morsure.

Ch. Ferton propose, incidemment, une autre explication, établissant une relation entre l'habileté du Pompile à paralyser et l'acte de l'amputation des membres : un « savant tueur » laisse son Araignée intacte, car il ne craint pas de la voir revenir à la vie ; tandis qu'un « tueur » moins expérimenté s'assure de sa prise en ajoutant la mutilation au venin.

L'une de ces trois explications se rapproche-t-elle de la réalité ?

Je ne sais si l'acte est en rapport étroit, chez *P. fuscipennis*, avec les dimensions du diamètre du terrier. Dans tous les cas, la manière dont s'est comporté l'un de mes *Pseudagenia carbonaria* diffère sensiblement de celle de *P. fuscipennis :* c'est immédiatement après la capture, dès que l'Araignée fût paralysée, que l'amputation fût pratiquée. La section était nette, complète ; elle fût effectuée, pour sept pattes, en quelques secondes. On ne saurait vraiment prétendre qu'un tel acte ait été déterminé par la gêne que les pattes auraient apporté soit au transport, soit à l'emmagasinement, puisque ni l'un ni l'autre n'ont été tentés.

Peut-on s'arrêter à cette autre conception que l'Hyménoptère, peu confiant dans sa science de tueur, assure l'immobilité de sa capture ? C'est accorder à l'insecte une conscience de soi, tout au moins une puissance de raisonnement, simplement merveilleuse. Remarquons, d'ailleurs, que les faits rapportés seraient, à cet égard, des plus contradictoires, car la pratique de l'amputation, peu fréquente, ne paraît pas se rencontrer chez des Pompiles dont le venin n'a qu'une action passagère ; elle se rencontre dans des cas où la paralysie semble complète et durable ; c'est ainsi qu'il en advient pour *Pseudagenia carbonaria*. Si encore il était permis d'invoquer une certaine fixité des actes pour une espèce déterminée, on serait peut-être enclin à concevoir un phénomène de sélection. Ch. Ferton admet cette fixité de l'instinct, sinon pour une espèce considérée en général, tout au moins pour les individus d'une espèce habitant une région donnée. La restriction est intéressante, puisqu'elle montrerait, en somme, une variation locale évidemment due à des circonstances extérieures ; mais la fixité, même ainsi réduite, n'est pas vraie davantage.

J'ai pu constater, en effet, que tous les *Pseudagenia carbonaria* de ma région ne procèdent pas tous de façon identique : un individu de cette espèce n'a nullement essayé de supprimer les appendices locomoteurs d'un *Sitticus pubescens* qu'il venait de paralyser sous mes yeux ; il n'a pas non plus tenté le moindre mordillement. L'amputation n'est donc pas un acte spécifique, quelles que soient les restrictions que l'on fasse sur le sens du mot espèce, qu'on le considère au point de vue systématique pur ou simplement comme synonyme de race locale. Ce côté des mœurs du Pompile est aussi variable que les autres et sa variabilité suggère aussitôt l'idée de réaction aux influences immédiates. On soupçonne aisément que les procédés de chasse et les pratiques subséquentes sont susceptibles de modifications au gré des circonstances. N'y aurait-il pas, par exemple, certaines relations entre les pratiques de l'Insecte et l'espèce d'Araignée qu'il vient de capturer ? D'ailleurs, il arrive incontestablement que l'adaptation dans un sens peut devenir assez étroite pour acquérir l'apparence d'un acte nécessaire. J.-H. Fabre lui-même déclare comprendre qu'il en advienne ainsi.

IV.

La défense de l'Araignée.

Si les moyens d'attaque du Pompile varient, les procédés de défense des Araignées ne varient guère : la fuite semble être leur unique ressource. J'ai vu *Agelena labyrinthica* fuir et se cacher dans les méandres de sa toile. A diverses reprises, saisie par l'extrémité d'une patte, l'Araignée se dégage, soit qu'elle ait fait un effort, soit que l'Hyménoptère ait lâché prise spontanément ; mais elle ne se retourne pas, n'esquisse aucun mouvement de défense. De même, *Epeira redii* se laisse choir aux approches du Pompile, et se laisse choir subitement. Et lorsque l'Araignée est enfin prise, c'est à peine si, parfois, elle se débat légèrement ; si l'on pouvait employer une expression anthropomorphique, on dirait que l'Araignée se résigne. J.-H. Fabre s'étonne que les Araignées n'aient pas modifié leur défense parallèlement aux modifications de l'attaque. Avec la moindre réflexion, on parvient à remarquer que le Pompilide, chasseur, fait souche de descendants auxquels il peut transmettre les qualités acquises, tandis que l'Arachnide, constamment victime, reste un individu isolé, sans descendance possible.

L'erreur de J.-H. Fabre [1] a cependant sa raison : pour qui se complait dans les explications anthropomorphiques, la fuite de l'Araignée a toutes les apparences d'une « peur » héréditaire. Tout se passe comme si le Pompilide était reconnu en tant qu'ennemi de la race, dont la vue seule est terrifiante. J'ai vu, par exemple, un *Phalangium opilio* détaler rapidement au passage d'un *Priocnemis variabilis*. Celui-ci, cependant n'y faisait nulle attention ; il traversait une touffe d'herbe en cherchant le *Chiracanthium punctorium* qu'il avait égaré.

Malgré les apparences, l'explication « peur héréditaire » ne satisfait pas à toutes données du problème et il convient, plutôt, je crois, d'en appeler aux notions de sensibilité différentielle auxquelles je faisais allusion tout à l'heure. Peut-être sera-t-il permis d'avancer que la « peur », loin d'être héréditaire, résulte surtout, en l'occurrence, d'un défaut d'adaptation. Le Pompile n'est point un gibier pour l'Araignée, puisque les rôles sont précisément renversés. Ce seul fait conduirait à supposer que le voisinage de l'Hyménoptère détermine une sorte d'action répulsive. On doit tenir compte, également, du fait de l'attaque brusque, de nature, elle aussi, à déterminer un mouvement de retraite. Lorsqu'il arrive, par exemple, ainsi que le rapporte Ch. Ferton, qu'une Araignée se précipite vers un Pompile, elle s'enfuit à peine entrée en contact : mais le Pompile, loin de chercher à saisir une proie qui s'offre à lui, s'enfuit également.

Toutefois, on voudra bien ne pas voir là une tentative d'explication, mais la simple indication de la voie qui paraît la plus sûre, pour aboutir à connaître le déterminisme du phénomène. Avant de chercher à résoudre un problème, il importe de le poser clairement et d'en connaître les données. De nombreuses observations et des expériences sont encore indispensables.

V

La non spécificité des proies.

Un dernier point, fort intéressant à divers égards, a trait à la qualité des proies poursuivies par des Pompiles appartenant à la même forme spécifique. De l'ensemble des observations actuellement

---

[1] J.-H. Fabre. Nouveaux souvenirs entomologiques, 2e série, 1882, p. 220.

connues, il ressort nettement qu'un Pompile ne s'attaque pas nécessairement à des Araignées de même espèce. Cette diversité même nous a conduit à nous demander si la variabilité des moyens d'attaque ne lui était pas, en quelque mesure, subordonnée. Pour l'instant, nous constatons seulement que les Pompilides limitent leur activité à la recherche d'Aranéides, mais que, dans ce groupe étendu, leur choix ne se porte pas strictement sur une espèce plutôt que sur une autre.

S'adressent-ils vraiment à une Araignée quelconque ? existe-t-il des conditions qui les détermine dans un sens et non dans un autre ? La multiplicité des contingences qui entrent en jeu ne saurait être mise en doute. J'en aperçois une, en particulier, dont l'intérêt dépasse celui d'un fait accessoire. Des deux *Pseudagenia carbonaria* que j'ai observées, l'une s'attaquait à *Agelena labyrinthica*, l'autre à *Sitticus pubescens*. Ces deux araignées présentent entre elles un certain nombre de différences. Celle qui m'a paru la plus frappante, à certains égards, gît dans la taille ; la première mesure 10 mm. la seconde 6 mm. Or, en comparant les deux *Pseudagenia*, on constate dans leurs dimensions respectives une différence de même ordre : 9 et 7 mm.

Une indication concordante ressort de mes deux autres observations. Si ces cas particuliers répondaient à un fait général, il en résulterait que l'Hyménoptère ne s'attaque pas à des Araignées d'une taille trop grande relativement à la sienne. E.-L. Bouvier note une pareille appropriation chez les *Bembex* (1). Cela ne veut pas dire que l'Araignée soit, au plus, d'un poids équivalent à celui du Pompile ; c'est une simple question de proportion, car la force musculaire des Insectes leur permet de capturer des Araignées d'un poids relatif considérable (2). En fait, le choix n'est limité ni à une espèce, ni à des individus d'une certaine taille d'une espèce donnée ; le choix se porte sur des Araignées de tailles variées, oscillant entre deux extrêmes. Suivant les occasions, la capture sera relativement de forte taille ou relativement de petite taille, mais toujours sensiblement proportionnelle aux moyens du ravisseur.

Or, si l'on examine une série d'individus de même espèce systématique, de *Pseudagenia carbonaria* par exemple, on

(1) E.-L. Bouvier. Les habitudes des Bembex. Année psychologique, 1900.
(2) Ch. Ferton. *Op. cit.*

constate, d'un individu à l'autre, des variations de taille assez importantes. Et l'on se demande s'il n'existe pas quelque relation entre ces variations et la quantité de nourriture fournie. Si, en effet, l'œuf est fixé à une Araignée de petite taille, la ration de la larve qui va se développer, se trouvant réduite, sa croissance ne sera-t-elle pas, elle aussi, réduite? ne s'en suivra-t-il pas une modification de même sens pour l'adulte issu de cette larve? Si cet adulte, à son tour, est conduit à capturer des Araignées de dimensions proportionnellement faibles, la même cause persistant dans la suite de quelques générations, il en pourra résulter une lignée d'individus de taille relativement petite. Sans doute, l'amphimixie interviendra qui tendra à limiter les écarts de cet ordre; mais on peut néanmoins entrevoir l'une des conditions qui régissent la variabilité de ces Hyménoptères, variabilité si remarquable tant dans la morphologie que dans la psychologie.

*
* *

La constatation de cette variabilité servira de conclusion à ces quelques notes. Leur but était bien plutôt de poser des questions que d'en résoudre, de montrer des lacunes que les observateurs doivent se proposer de combler, non pas en regardant avec l'esprit qui tente de dissimuler les faits sous les idées préconçues, mais avec les yeux impartiaux du naturaliste qui cherche.

Henri PIÉRON

CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE DE LA *PATELLE* ET DE LA *CALYPTRÉE*.

L'éthologie — Les phénomènes sensoriels.

I. L'adhérence au rocher.

La Patelle (*Patella Vulgata* L.), dont la coquille conique paraît immuablement incrustée dans les roches, a attiré depuis bien longtemps l'attention des observateurs et son « attachement » à la roche était comparé par ARISTOPHANE à celui d'une vieille femme pour un jeune homme.

Le mécanisme de l'adhérence de la Patelle à son support a même intrigué beaucoup de naturalistes, qui constatèrent sa force. RÉAUMUR, en attachant la coquille avec une corde et en suspendant à celle-ci divers poids, avait constaté que l' « œil de bouc », comme il appelait la Patelle, pouvait supporter quelques secondes un poids de 28 à 30 livres, et, depuis, des chiffres assez concordants ont été fournis par divers auteurs. Cette force est de 2.000 fois le poids du corps pesé sans la coquille, d'après J. L. HAMILTON, de 14 k. 05 pour une Patelle moyenne d'après P. A. AUBIN. Ces chiffres sont tous à peu de chose près les mêmes, car une Patelle moyenne, extraite de sa coquille, pèse de 6 à 7 grammes, avec un rayon de 12 à 13 millimètres de la surface sensiblement circulaire de projection.

RÉAUMUR a attribué la force de l'adhérence à l'action collante d'une « glu », qui aurait été sécrétée par des glandes de la surface basale du pied localisées dans des granulations de cette surface, des « grains ». Il invoquait la sensation collante que l'on éprouve en posant le doigt sur l'emplacement d'une Patelle. Celle-ci s'attacherait à la roche en sécrétant sa glu, et se détacherait en faisant sortir, par d'autres « grains », de l'eau qui diluerait la colle et en supprimerait l'action. Cette hypothèse, adoptée encore par JEFFREYS, n'est plus soutenable. En revanche on tendrait plutôt à admettre une

interprétation que Réaumur écartait sans la discuter, celle de la formation d'une ventouse pédieuse sur la roche, ce qui implique l'intervention exclusive de la pression atmosphérique quand l'animal est à sec; dans l'eau, la pression de la couche liquide s'ajoute à la pression atmosphérique, et, de fait, Hamilton a signalé, sans préciser, que la force d'adhérence était, pour la Patelle submergée, sensiblement doublée. Il n'est d'ailleurs pas nécessaire que le pied de la Patelle se gonfle et laisse une cavité vide dans la partie centrale, hypothèse contraire à la réalité, comme on peut s'en assurer en en faisant fixer sur des plaques de verre; il suffit que l'accolement du pied à la surface sous-jacente soit parfait et qu'il ne persiste aucune cavité remplie d'air. Que les choses se passent ainsi, cela ne paraît pas douteux, mais, que la pression atmosphérique qui n'est autre que la « force d'adhésion » de Davis suffise pour expliquer l'adhérence de la Patelle, c'est ce qui ne s'accorde peut-être pas absolument avec les chiffres. En effet, une pression de 12 à 14 kilogrammes est nécessaire pour détacher une Patelle moyenne dont la surface atteint, au maximum, une dizaine de centimètres carrés, ce qui représente une pression atmosphérique d'un peu plus de 10 kilogrammes, inférieure à l'effort exigé pour le détachement. Et surtout l'on peut constater qu'une Patelle fixée sur plaque de verre exige, pour être séparée de son support, une force beaucoup moindre que sur une surface rocheuse, une force qui est celle même de la pression atmosphérique. Il n'est donc pas impossible qu'il intervienne, dans les conditions ordinaires, un autre facteur, révélé par l'examen du pied de Patelles violemment détachées: sur roches calcaires ou granitiques, on constate que, agrippés dans des replis du pied, se trouvent serrés des débris de la roche, parfois même des Balanes fixées et que la Patelle a arrachés. La Patelle doit s'accrocher au support rugueux qu'elle adopte généralement pour se fixer, en enveloppant dans des excavations du pied les parties proéminentes de la surface sous-jacente et en les serrant par une violente contraction musculaire (1).

(1) Réaumur avait envisagé cette hypothèse. On pourrait supposer, disait-il, que le muscle du pied s'engrène dans des irrégularités même insensibles de la pierre, « et que l'animal tenant raidies et gonflées toutes les fibres qui composent le muscle, il s'oppose vigoureusement à la force qui tend à les faire sortir des petits trous où elles sont engagées; chaque fibre y pourrait faire fonction d'un muscle particulier ». Mais, ayant fait dans une Patelle fixée des sections transversales parallèles et une section horizontale du pied, et ayant constaté la persistance de l'adhérence des tronçons, il repoussa cette interprétation.

On détache d'ailleurs avec relativement beaucoup de facilité les Patelles par surprise, lorsque, au repos, elles n'ont guère qu'une adhérence passive, tandis que, après excitation préalable, qui provoque un accolement plus étroit et l'agrippement du pied, le détachement exige un effort plus considérable.

Cet agrippement se produit parfois, phénomème assez curieux, pour de jeunes Patelles qui restent enserrées dans le pied d'une Patelle plus âgée, en sorte que cette dernière les emmène dans ses pérégrinations. Lukis, qui avait constaté ce fait, en avait conclu à la viviparité probable des Patelles, et avait supposé que c'était la mère qui emmenait ainsi ses enfants « couvés » pour ainsi dire sous elle. Maintenant que la reproduction de la Patelle est connue, l'hypothèse fait sourire, mais, en 1831, elle n'était pas ridicule. En réalité, il en est de la jeune Patelle comme de la Balane qui, lorsqu'elle se trouve sous une Patelle assez grosse et que l'on détache, est arrachée du support ; et le pied ne relâche pas sa contraction d'agrippement, de longtemps. Lorsque j'ai constaté le fait, par hasard, je me suis demandé s'il n'y avait pas cependant une tendance des jeunes Patelles à adopter au début, comme habitat, un emplacement de Patelle plus âgée, susceptible d'assurer pendant un certain temps une protection efficace ; et j'ai systématiquement recherché des cas de ce genre ; mais, n'en ayant trouvé que deux sur plusieurs centaines d'observations de Patelles détachées dans ce but, il paraît bien certain qu'il n'y a là qu'une rencontre fortuite.

II. L'adaptation de la coquille.

La Patelle, en général, ne se fixe pas sur des parties de roche où se trouvent des objets étrangers, qui sont toujours plus facilement détachables que les proéminences rocheuses, comme des Balanes par exemple. Aussi, lorsque *Patella vulgata* et *Balanus balanoides* recouvrent une surface rocheuse, comme cela se rencontre fréquemment, c'est seulement sur des parties découvertes que sont fixées les Patelles, les Balanes occupant tout le reste de l'espace disponible et recouvrant même la coquille des Patelles dont le pourtour s'adapte exactement au têt des Balanes environnantes. La constance de la demeure de la Patelle et l'adaptation très exacte du bord de la coquille à toutes les irrégularités du rocher servant de support sont des faits bien connus, qui ont été maintes fois signalés (Voir fig. 1). Comment

se fait cette adaptation de la coquille ? Dans les conditions ordinaires, la croissance s'effectue inégalement dans les diverses régions du pourtour selon que, en tel ou tel point, se trouve une dépression ou une proéminence, et, par le seul fait de la croissance inégale, empêchée ou favorisée par les creux ou les aspérités, des indentations complémentaires se forment dans le bord de la coquille, et l'adaptation est assurée.

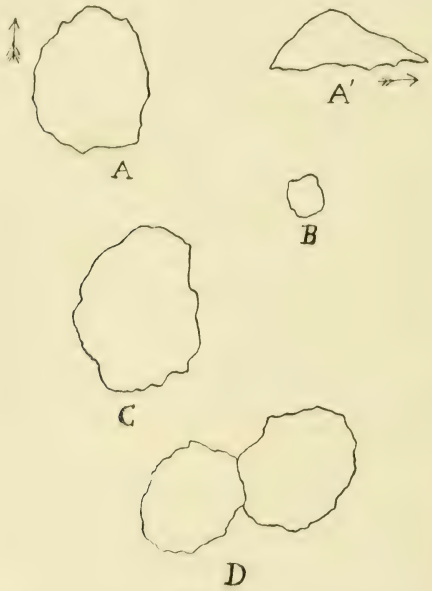


FIGURE 1.

A. Pourtour irrégulier d'une coquille adaptée à une roche couverte de Balanes.
A'. La même coquille vue de profil.
B. et C. Coquilles à contours particulièrement irréguliers.
D. Coquilles de deux patelles adaptées l'une à l'autre, leurs emplacements étant contigus.

Lorsque l'on brise quelques-unes de ces indentations, la réparation s'effectue en une dizaine de jours et le contour primitif est rétabli, comme l'a noté LLOYD MORGAN. Mais, lorsqu'on place sur une surface nouvelle une Patelle, l'adaptation s'effectue encore en quelques

jours; seulement, en outre des phénomènes de croissance de la coquille, qui permettent l'apparition des dents s'adaptant à des creux de la roche, il y a usure des expansions du têt se heurtant à des aspérités de la surface. Enfin, lorsqu'il existe des petites Balanes sur la surface adoptée par la Patelle, soit quand celle-ci change d'emplacement, soit quand au cours d'une de ses pérégrinations de jeunes Balanes sont venues s'y fixer au moment où elles vont couvrir de très grandes étendues de rochers, elle les gratte avec sa radula, et finit par dénuder la place et même, lorsque la roche est constituée par des blocs argileux et par du calcaire tendre, la Patelle se creuse, par le jeu patient de son appareil radulaire, une cavité plus ou moins profonde qui lui assure une demeure particulièrement sûre d'où il est à peu près impossible de l'extraire, et où le choc des vagues ne peut l'ébranler. De telles cavités ont été décrites par J. Clarke Hawkshaw et par Jeffreys, qui signale que dans les grès dévoniens de l'Écosse (Old red sandstone) les cavités creusées sont si profondes que des Patelles y disparaissent presque complètement. H. Fischer a constaté que quelques heures suffisaient à une Patelle pour se creuser, dans la craie tendre des Petites Dalles, une cavité profonde de quelques millimètres.

III. La recherche de la nourriture et l'habitat.

Lorsqu'on s'approche de certaines roches couvertes de Patelles, à marée basse, on entend un bruit de râpe continu et intense, un « rasping noise », disent les auteurs anglais : c'est le bruit produit par le râclage des rochers par un grand nombre de radulas en activité. Le bruit indique avec certitude que des Patelles sont en pérégrination. En effet les Patelles quittent de temps à autre leur demeure, comme Aristote l'avait déjà signalé (1); le fait qui fut nié par Bonelli, d'après Jeffreys, reçut confirmation de Réaumur, et a été maintes fois vérifié depuis.

Au cours de ses voyages, la Patelle mange des algues très variées des *Fucus*, des *Ascophyllum*, des Ulves et des Entéromorphes, des *Rhodymenia*, etc. ou encore des *Melobesia*, d'après Jeffreys, ou, l'été, des *Rivularia bullata*. Il en est même parfois qui s'engagent sur les Fucus, tout comme des Littorines ou des Pourpres. Mais, en

(1) Καὶ αἱ λεπάδες δ'ἀπολυόμεναι μεταχωροῦσι καὶ τρέφονται.

général, quand les Patelles sont nombreuses, les algues ne sont pas abondantes, probablement parce que les jeunes pousses sont aussitôt dévorées : c'est ainsi qu'à Audresselles, près Wimereux, les rochers où les Patelles s'étagent en très grand nombre jusqu'aux Laminaires, et où on ne trouve pas de Fucus, sont couvertes d'Ulves là où il y a peu de Patelles, et en sont presque dépourvues là où les Patelles sont abondantes. On peut même voir parfois une Patelle grimpée sur la coquille d'une autre pour aller y brouter le thalle d'un Fucus ou d'une Ulve qui y adhère, ou parfois une touffe de *Porphyra laciniata*, et peut-être aussi des *Hildebrandtia rosea* qui marquent parfois sur la roche le contour de la coquille.

Le râclage est d'ailleurs souvent continu, en l'absence même de matières végétales, et, sur des roches tendres, la radula laisse des empreintes, en enlevant des débris qui sont sans doute absorbés, car chez les Patelles du calcaire, on trouve souvent dans le tube digestif des débris crayeux. De telles empreintes ont été signalées comme provenant du fonctionnement radulaire de la Patelle par trois auteurs, indépendamment les uns des autres, Lukis en 1831, Kinahan en 1859 et Clarke Hawkshaw en 1878. Ces empreintes, identiques à celles que laissent, dans les mêmes circonstances, les Littorines ou les Pourpres, ont été prises par d'anciens naturalistes pour des traces fossiles. Elles affectent fréquemment une forme très définie, qui renseigne sur les petits mouvements du mufle de la Patelle, alors que celle-ci progresse en ligne droite : elle procède par étapes, et au cours de chaque étape, le mufle décrit une circonférence dans un sens, et la redécrit parfois en sens inverse, puis l'animal avance en continuant ses mouvements de râclage qui laissent toujours leur empreinte, pour s'arrêter et recommencer ; il en résulte une ligne sensiblement spiralée. Mais, si la roche est dure, la radule ne peut guère y imprimer de trace.

La distance à laquelle une Patelle peut s'éloigner de sa demeure est assez considérable. Morgan en a suivi, qui s'écartèrent jusqu'à 55 centimètres de leur emplacement, et j'en ai vu également revenir d'une distance de 50 centimètres. Morgan en a même observé qui se trouvaient à plus de 90 centimètres de places qui étaient certainement les leurs, d'après la forme du pourtour de la coquille, et J. R. Davis, à 60 centimètres environ.

D'après les observations de Davis et de Morgan, les pérégrinations alimentaires des Patelles se font à marée basse, et c'est également à

marée basse que des Patelles se déplacent d'après les observations que j'ai faites à St-Vaast-la-Hougue, où les choses se passent comme à Granton et à Aberystwyth. Or JEFFREYS déclare que les Patelles ne quittent leur place qu'à marée haute, et sont de retour avant d'être abandonnées par la mer. Et, d'après des observations de ROBERTSON, faites à Millport, GEMMILL affirme également que la Patelle à sec reste absolument immobile, et s'en va à la recherche de la nourriture dès que la mer la recouvre, pour retourner à sa place avant la descente de l'eau. WILLCOX considère comme acquis que la Patelle ne se déplace qu'à marée haute. Enfin, j'ai pu constater moi-même que sur certains rochers situés sur les côtes des environs de Royan, les Patelles ne commençaient effectivement à se déplacer qu'à l'arrivée des premiers éclats des vagues de la mer montante. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant, étant donné les difficultés de l'observation à mer haute, que quelques auteurs, voyant toujours, à marée basse, les mêmes Patelles immobiles aux mêmes places, aient cru pouvoir affirmer que les Patelles ne se déplaçaient jamais.

Mais à quoi peuvent être dues ces différences éthologiques? Un examen attentif des conditions d'habitat des Patelles déambulant à marée basse et de celles qui ne se déplacent qu'à marée haute, m'a permis d'en déterminer les causes. Tout d'abord, lorsqu'il y a des Patelles dans des mares laissées par la mer descendante dans les rochers creusés de cavités plus ou moins vastes, on peut constater toujours l'immobilité complète de ces Patelles tant que les mares sont abandonnées par la mer. La raison en est dans un phénomène d'immobilité protectrice qui constitue un mode de défense efficace contre l'asphyxie, comme dans d'autres cas l'immobilité peut servir de moyen de défense contre des dangers tout différents (PIÉRON, *1904 b*; *1908 c*). Si les animaux qui vivent dans ces mares supralittorales avaient, dans les intervalles des marées, une activité normale, en effet, les exigences respiratoires étant considérables, l'oxygène dissous dans le petit volume d'eau restant serait vite épuisé, et il se produirait des phénomènes asphyxiques; il suffit que la tension d'oxygène dissous s'abaisse à 3 ou 4 milligrammes par litre au lieu d'une dizaine de milligrammes, pour que les Patelles, qui sont particulièrement fragiles, meurent asphyxiées (PIÉRON, *1908 b*). Aussi, comme les Actinies, qui ont une vie ralentie dans les mares pendant les périodes d'émersion des rochers, les Patelles présentent aussi, dans ce même temps, une consommation d'oxygène très

minime : fixées à leur roche, trois Patelles consommèrent, dans une expérience que je fis à ce sujet, 0 mgr 20 en une heure ; détachées, en l'absence de mouvements nets, leur consommation atteignit dans le même temps plus du triple, soit 0 mgr 64 (PIÉRON, *1908 c*).

Ainsi le danger d'asphyxie est le facteur qui limite aux périodes de marée haute les déplacements des Patelles situées dans des excavations rocheuses formant mare à mer basse. Mais, si les Patelles des mares risquent de manquer d'oxygène, elles ne risquent jamais de manquer d'humidité. Au contraire, sur certains rochers, où la dessication se fait hâtivement à marée basse, le manque d'humidité est un facteur essentiel et qui empêche justement les pérégrinations des Patelles. Lorsque les roches sont dénudées, exposées au vent et au soleil, que le niveau est assez élevé pour que la période d'émersion soit généralement longue, les Patelles restent immobiles pendant la durée de la marée basse. A des niveaux moyens, les Patelles ne se déplacent parfois quand les roches sont émergées que pendant les grandes marées qui laissent une humidité plus persistante que celle qui suit les courtes immersions de morte eau (observations faites au Chay près Royan). Parfois, comme à Audresselles, quelques Patelles se déplacent à mer basse sur des surfaces très abritées, et où, même après plusieurs heures de soleil, il règne encore une humidité persistante malgré l'absence presque complète d'algues. Et, même dans les roches couvertes d'algues, de Fucus, qui entretiennent au-dessous une humidité persistante, même dans les excavations abritées du soleil, à des niveaux assez bas, lorsque le vent est très violent et qu'il a une puissance desséchante considérable, les Patelles ne quittent pas leur place, contrairement à leur habitude. Normalement, en effet, à la descente de la mer, la Patelle fixée à la roche garde dans la chambre cavitaire qui s'étend entre la coquille et le pied, et où se trouvent les branchies, une atmosphère humide, et elle peut respirer l'air en nature sans avoir à souffrir de la dessication. Mais, quand le support est desséché, si elle effectuait des déplacements, elle perdrait au cours de ceux-ci l'humidité de la chambre branchiale ; elle doit donc, pour l'éviter, rester immobile. Cette chambre de la Patelle se retrouve d'ailleurs, en raison de son humidité persistante, servir d'abri à divers animaux qui se rencontrent aussi au milieu des algues, tels que les Gammares ; j'ai même trouvé dans un cas une *Nereis* qui s'abritait sous la coquille d'une Patelle, tout autour du pied.

Enfin, dans les niveaux très bas, — car on rencontre très généralement des Patelles depuis le début de la zone des Fucus au-dessous des *Pelvetia*, c'est-à-dire à la limite supérieure des hautes mers de morte eau jusqu'un peu au-dessus de la zone des Laminaires, où elles sont remplacées par l'*Helcion pellucidum*, à la limite des basses mers de malines — dans ces niveaux inférieurs où l'émersion est courte et n'est même pas constante, il n'est pas étonnant que les déplacements ne s'effectuent guère qu'à marée haute ; ils sont très lents en effet et ne pourraient pas s'effectuer pendant la brève période d'émersion.

Mais on peut se demander pourquoi ce n'est pas toujours à mer haute, où il n'y a pas danger d'asphyxie ou de dessication, que s'effectuent les pérégrinations des Patelles : c'est que les Patelles vivent surtout dans des régions très battues par les vagues, habitat auquel elles sont adaptées et qui ne leur est guère disputé, et qu'à mer haute elles résistent facilement au choc des vagues les plus violentes quand elles se cramponnent à la roche, suivant le mécanisme que nous avons indiqué, sur leur emplacement habituel, tandis que, dans leurs voyages, elles pourraient être détachées : aussi me suffisait-il à Tatihou (St-Vaast) — ce qui était souvent fort commode pour mes expériences — de projeter à plusieurs reprises des paquets d'eau de mer sur des Patelles en promenade, pour les faire revenir très rapidement se fixer à leur place, et sans perdre de temps à manger en chemin, ce qui entraînait des vitesses, très rapides pour une Patelle, de 3 centimètres à la minute, alors que la vitesse maxima normale constatée par Morgan ne dépassait guère 1 centimètre par minute. Et d'ailleurs, en revanche, par mer calme, on peut voir déambuler des Patelles à marée haute, dans des zones où la plupart ne vont à la recherche de la nourriture qu'à mer basse. Morgan l'a constaté, et j'ai souvent vu, au moment de la descente de la mer, des individus retourner à leur place, sur les rochers de Tatihou.

En outre, et c'est peut-être là la raison la plus générale, à mer haute, les Patelles, dans certains endroits où la faune est riche, risquent beaucoup plus de devenir la proie de leurs ennemis naturels, des crabes, des *Carcinus mænas* en particulier. Dès qu'un de ces crabes voit en effet une Patelle dont la coquille n'adhère pas étroitement à la roche, il glisse par dessous une branche de sa pince et a tôt fait de saisir le mollusque et de le dévorer ; j'ai été maintes fois témoin de ce spectacle à mer montante, lorsque j'avais

déplacé des Patelles. Aussi est-ce surtout dans les rochers très exposés à être violemment battus des vagues, en sorte que peu d'animaux y vivent, que, par temps suffisamment calmes bien entendu, les Patelles se déplacent pendant leur immersion, et cela semble montrer que le deuxième facteur que nous avons indiqué est réellement prépondérant.

Enfin, il existe des Patelles qui paraissent ne se déplacer à peu près jamais. Les Patelles ne vont pas tous les jours, même dans des conditions favorables, à la recherche de leur nourriture, et la fréquence de leurs voyages paraît assez variable ; mais à de très hauts niveaux, sur des granits particulièrement lisses de l'île de Tatihou, juste au-dessous de la zone à *Pelvetia*, avec des surfaces où ne se rencontraient que de très rares touffes d'*Ascophyllum nodosum*, j'ai suivi pendant un mois, quotidiennement, un groupe de grosses Patelles, sans jamais être témoin d'un déplacement spontané, en plein jour ou à la nuit, à mer basse ou même dans les courtes périodes d'immersion. Mais, comme, au moment des grandes marées, je ne pouvais pendant trois ou quatre jours approcher suffisamment l'emplacement en question, il n'est pas impossible que la recherche des aliments se soit effectuée justement pendant cette période. Mais j'ai constaté que, fréquemment, des débris d'algues apportés par la mer se trouvaient retenus par les Patelles sous leur coquille, ce qui leur permettait de s'en nourrir sans avoir à se déplacer. En tous cas, que ce mode de préhension alimentaire puisse suffire, ou qu'il soit complété par des déplacements à longs intervalles, dans les périodes de grande marée, il s'agit bien là d'individus ne quittant leur place que très rarement (1).

La situation paraît être la même pour certaines Patelles qu'on rencontre parfois fixées sur des galets roulés d'une certaine grosseur, et disposés sur le sable dans des régions abritées des côtes, où la mer reste nécessairement calme et ne peut agiter des galets assez lourds. Même placées dans des niveaux assez bas, ces Patelles ne doivent guère se déplacer, car, pour trouver des algues,

(1) W. Clark a déjà considéré comme « fabuleux » que certaines Patelles de hauts niveaux, sur des rochers entièrement nus, isolés, puissent aller, pour se nourrir, jusque dans des régions éloignées, beaucoup plus basses, où elles rencontreraient des algues. Il a supposé que ces Patelles pouvaient se nourrir d'animalcules saisis dans l'eau, et même de particules salines flottant dans l'air (? !), et cela parce qu'il a trouvé des tubes digestifs plus ou moins remplis de sable.

il leur faudrait traverser des étendues sablonneuses souvent assez considérables, ce qui rendrait souvent problématique leur retour.

On est donc induit à penser qu'il y a des Patelles qui se nourrissent sur place et qui ne s'éloignent guère de leur demeure (1).

Les Patelles, qui s'en vont normalement, à intervalles plus ou moins éloignés à la recherche de leur nourriture, reviennent à leur place habituelle, non pas en suivant les traces que leur radula, qui râcle la roche, ne peut guère imprimer que dans des calcaires assez tendres, mais grâce à une mémoire musculaire générale des mouvements accomplis, et une mémoire tactile du relief de la route parcourue pendant le voyage d'aller et exactement suivie au retour, comme j'ai pu le montrer par une analyse de faits qui avaient été déjà l'objet d'observations de Davis et de Morgan (Piéron, *1909 a* et *b*).

En outre, il existe, à la suite d'acquisitions répétées, une mémoire permanente de la topographie des environs de la place habituelle, et une mémoire très exacte du relief de cette place, sur laquelle la Patelle s'oriente de manière à bien adapter aux irrégularités de la roche les irrégularités complémentaires de la coquille. Et il s'agit bien de mémoire sensorielle et non d'un tâtonnement empirique, car la position se trouve très exactement reprise alors même que le bord de la coquille a été brisé sur tout son pourtour. Après un certain nombre de jours, une Patelle se montre d'ailleurs susceptible de reconnaître sa place et même les environs immédiats dont elle garde des souvenirs réellement tenaces (2). Les expériences de

(1) Il n'est pas facile de constater *de visu* les déplacements des Patelles des bas niveaux. Mais, sur les rochers d'Audresselles où des paquets de moules recouvrent les coquilles de certains individus, peu au-dessus de la zone des Laminaires, j'ai pu constater que le byssus ne reliait pas la Patelle à la roche, sauf dans quelques cas très rares où le lien était dû à un filament isolé et fixé depuis peu. Les Patelles des bas niveaux ne sont donc pas de celles qui restent très longtemps sans quitter leur place.

(2) A la suite de ma note du 22 février à l'Académie des Sciences, alors que mon mémoire des *Archives de Zoologie* était déjà imprimé, G. Bohn a publié à son tour aux *Comptes Rendus* (Séance du 29 mars) une note sur l'orientation des Patelles, où il constate — ce qui n'a rien de bien étonnant —, que leur instinct peut être mis en défaut ; ses conclusions, très vagues, tendent à interpréter les faits par une action de la pesanteur sur les Patelles qui suivraient les lignes de moindre résistance et obéiraient à la sensibilité différentielle : « Il y a tout au plus, dit-il, une sorte de mémoire de la position dans l'espace ». Et encore, « la Patelle, qui erre sur les rochers, tend à s'arrêter lorsqu'elle rencontre une portion lisse de la surface et s'y arrête si elle est suffisamment grande et a sensiblement la même inclinaison que celle sur laquelle elle est fixée d'habitude ». Or, il suffit de jeter les yeux sur mon mémoire des *Archives de Zoologie* pour trouver un très grand nombre de faits extrêmement précis et qui ne peuvent absolument pas être interprétés par ces explications simplistes.

MORGAN et les miennes sont très probantes à cet égard, ainsi que celles de H. FISCHER qui a éloigné des Patelles à une dizaine de centimètres de leur place et a constaté leur retour sans erreurs.

Au contraire, les Patelles qui ne se déplacent que rarement, sinon jamais, peuvent bien regagner leur emplacement, après l'avoir quitté sous l'influence de circonstances anormales, mais elles ne s'éloignent guère ; et, déplacées par l'expérimentateur, elles s'égarent avec la plus grande facilité, n'ayant pu acquérir une connaissance suffisante des environs.

Les organes de perception qui fournissent les souvenirs topographiques sont essentiellement les tentacules céphaliques, surtout pour le chemin que parcourt la Patelle, et les tentacules palléaux pour le relief de l'emplacement propre de celle-ci ; peut-être en outre pour la connaissance de ce relief interviennent des sensations tactiles pédieuses. Ceci nous conduit à l'examen des phénomènes sensoriels de la Patelle.

IV. Les phénomènes sensoriels.

Les appareils sensoriels de la Patelle sont bien connus : l'œil en saillie à la base du tentacule céphalique, l'otocyste pédieux à otoconies, l'osphradium à la partie latérale postérieure de la cavité nucale, comme organes de sensibilité spéciale ; et, pour la sensibilité tactile générale, les deux tentacules céphaliques, très rétractiles, dont la longueur peut passer du simple à l'octuple, et les tentacules palléaux, grands et petits, au nombre d'une centaine : ces derniers tentacules, signalés d'abord par CLARK, ont été décrits comme des « papilles » tactiles par HARVEY GIBSON ; AINSWORTH DAVIS et FLEURE les ont très soigneusement étudiés : ils sont rétractiles, et peuvent rentrer complètement dans des petites cavités au fond desquelles ils s'insèrent ; ils possèdent des cellules sensorielles (« pinselzellen ») et des filaments assez nombreux ; les plus grands peuvent dépasser de 3 milimètres environ le bord du manteau. Lorsque la Patelle déambule ou s'oriente sur sa place, on peut les voir, sortant de la coquille, balayer en quelque sorte la surface sous-jacente ; ils sont d'ailleurs susceptibles de mouvements d'exploration, mais moins nets que pour les tentacules céphaliques, qui vont caresser, de leur bord latéral, tout près de l'extrémité (là où se trouve la région sensorielle la plus richement innervée), le relief de la roche. Mais ces données

sur les organes sensoriels ne suffisent pas pour déterminer la nature et la finesse des sensibilités de la Patelle.

Malgré la présence d'un œil, encore rudimentaire il est vrai, la vision ne paraît pas supérieure à celle d'un grand nombre de Lamellibranches qui n'ont aucun appareil visuel spécialisé : les Patelles ne sont sensibles, comme l'a constaté WILLEM, qu'aux variations de la luminosité, elles ne réagissent même nettement qu'aux ombres subitement portées, paraissant ne posséder, dans le langage de NAGEL, qu'une sensibilité « skioptique ». Une observation de WILLEM paraît indiquer l'existence, d'ailleurs, d'une sensibilité dermatoptique (sensibilité cutanée indépendante de l'organe oculaire) à peu près aussi développée que la sensibilité visuelle proprement dite : en effet, lorsque les Patelles sont immobiles, au repos, sur un rocher, une ombre subite les fait adhérer aussitôt très étroitement à leur support ; la lumière pouvant traverser la coquille, qui n'est pas très opaque, il se produirait des variations des sensations cutanées. Mais, comme l'œil peut être aussi impressionné dans ce cas, la sensibilité dermatoptique n'est pas démontrée ; elle est extrêmement probable d'ailleurs, étant donné qu'on la rencontre très nettement chez les escargots, par exemple, après ablation des yeux tentaculaires. Il peut donc exister, en général, des sensibilités, non seulement en l'absence d'organes spécialisés apparents chez un animal, mais dans une région dépourvue de tels organes, existants mais localisés en d'autres points.

C'est justement le cas pour la sensibilité olfactive, distinguée de la sensibilité tactile à des vapeurs irritantes : chez un grand nombre de Mollusques, et en particulier chez la Patelle, on peut mettre en évidence des réactions à des corps odorants sur la plus grande partie de la surface tégumentaire. En opérant avec des corps n'émettant pas de vapeurs irritantes, j'ai pu constater que des réactions de retrait se produisaient à l'approche d'un pinceau imprégné de poudre de benjoin, ou imbibé d'essence d'anis ou de bergamote, sur la région du pourtour du pied ou du manteau, à 2 millimètres environ (les tentacules palléaux ne paraissant pas avoir de sensibilité olfactive particulière), à 3 ou 4 pour le bord antérieur du pied, à 4 ou 5 pour le mufle, et à 10 ou 15 pour les tentacules céphaliques. Ce sont donc ces tentacules qui paraissent posséder la plus fine sensibilité olfactive, sensibilité très répandue et qui ne paraît faire défaut que dans la région centrale du pied. Mais toute la région branchiale, lorsqu'elle

est découverte, possède également une grande sensibilité, qui ne paraît pas dépasser celle de l'osphradium : on note des réactions palléales, alors que le pinceau est encore éloigné de près d'un centimètre (avec un temps de réaction assez lent, près d'une seconde, au lieu de 40 centièmes de seconde pour les tentacules céphaliques et 60 ou 80 pour le bord du pied). L'osphradium intervient probablement, surtout, dans des cas assez particuliers en rapport avec la respiration.

Chez la Limnée (PIÉRON, *1908 d* et *e*), on constate également une sensibilité olfactive très répandue, et qui est maxima dans la région antérieure du pied, avec laquelle l'animal explore les supports sur lesquels il rampe ; et c'est également cette région qui est spécialisée pour la fonction gustative, pour l'essai, l'épreuve des matières alimentaires, tandis que la radula, une fois en fonctionnement, provoque l'absorption de substances quelconques. Cet automatisme radulaire apparaît très nettement chez la Patelle, et, étant donné l'exploration tentaculaire qui provoque la marche de l'animal vers les algues dont il se nourrit, il me paraît probable qu'il existe aussi, dans les tentacules céphaliques, une spécialisation gustative, bien que je n'aie pas réussi, à cause des grandes difficultés d'expérimentation à cet égard chez la Patelle, qui est fort peu maniable, à mettre en évidence cette fonction.

En revanche, il existe des fonctions dont l'organe reste problématique : c'est ainsi que la Patelle possède une très fine sensibilité vibratoire ; un heurt, si léger qu'il soit, sur les rochers où déambulent des Patelles, les mouvements provoqués parfois par la simple approche, suffisent pour susciter la réaction habituelle, c'est-à-dire immobilisation, application étroite de la coquille contre la roche et adhérence active. Les ébranlements massifs, les souffles d'air subits et violents, les mouvements de l'eau, ont exactement le même effet.

---

(1) La Patelle réagit aux excitants par une immobilisation, qui peut ensuite durer des heures, une application étroite de la coquille contre la roche, précédée de la rétraction du mufle et des antennes ou tentacules céphaliques, et une adhérence active par enserrement dans des plis du muscle pédieux de toutes les proéminences du support. Toute intervention supprime ainsi l'activité de la Patelle et rend donc bien difficile l'expérimentation suivie. Pour l'étude du sens du retour, je disposais heureusement, à Tatihou des projections d'eau, qui entraînaient la cessation de l'immobilité protectrice de la Patelle et le retour assez rapide à la demeure. Mais, sur sa demeure même, la Patelle inquiétée et immobilisée ne bouge plus, quoiqu'on fasse, pendant de très longues périodes de temps.

Une réaction protectrice différente peut cependant apparaître dans un cas particulier : si une Patelle a quitté la roche et s'est engagée sur des Fucus, une excitation a pour objet de provoquer une marche très rapide vers la roche où elle s'immobilise ensuite aussitôt qu'elle y est entièrement posée. Mais tous ces excitants, dans les mêmes circonstances, révèlent leur influence en provoquant la même réaction.

L'otocyste joue-t-il un rôle dans la perception, sinon des ébranlements massifs, du moins des vibrations? On peut se demander en outre s'il permet la perception de vibrations aériennes qui nous paraissent devoir fournir des sensations auditives. A cet égard, on échoue chez la Patelle, comme chez les autres Gastéropodes, à obtenir aucune réaction aux bruits, aux sons, c'est-à-dire aux vibrations aériennes. Mais, pour les vibrations du support, il n'est pas improbable que les otoconies, dans la région pédieuse, puissent contribuer à en fournir une perception assez fine, soit que l'otocyste ne possède que cette fonction sensorielle, soit qu'il joue un rôle également pour donner des indications sur le sens de la pesanteur et par conséquent sur les variations de la position de l'animal dans l'espace. En tout cas l'otocyste ne doit pas intervenir seul, et c'est pourquoi des expériences d'ablation ne permettraient aucune conclusion négative certaine, car les fonctions persistent en général alors que des organes spécialisés sont déjà apparus. Le fait que l'escargot privé d'yeux réagit encore aux variations de l'intensité lumineuse ne permet tout de même pas de déclarer que l'œil ne sert pas à la perception de la lumière. Fauvel a trouvé que l'ablation de l'otocyste chez une Annélide sédentaire, un *Branchiomma*, n'empêchait pas les réactions aux ébranlements et aux vibrations, et ne provoquait d'ailleurs non plus aucun trouble apparent de la motricité ; il n'en a pas moins supposé, avec raison, que l'otocyste jouait probablement un rôle dans la perception des vibrations. Chez des animaux errants, le rôle de perception de la direction de la pesanteur doit plutôt prédominer ; il est évidemment net chez les Crustacés où les otolithes restent inertes dans la cavité ; il n'a jamais été démontré chez les Mollusques et les Annélides, où un mouvement continuel des otolithes ou des otoconies est entretenu par des cils vibratiles.

Ainsi le rôle de l'otocyste de la Patelle dans les perceptions vibratoires est très probable, mais il n'est certainement pas exclusif.

D'ailleurs, tous les organes effilés et souples qui se détachent des téguments peuvent servir de récepteurs sensoriels dans les vibrations et les ébranlements qui les atteignent; or la Patelle est à cet égard pourvue des tentacules céphaliques et surtout des tentacules palléaux qui peuvent être atteints par les vibrations solidiennes, soit directement quand ils touchent le support, soit par l'intermédiaire de la coquille contre laquelle ils restent appliqués.

Mais le rôle de tous ces tentacules est surtout tactile, et ils présentent une très grande sensibilité aux contacts, comparables à certains points de vue aux poils des Arthropodes ou des Vertébrés permettant le contact à distance. Tous les téguments de la Patelle, comme des autres Gastéropodes d'ailleurs, possèdent une extrêmement fine sensibilité aux contacts, aux pressions, supérieure à la sensibilité cutanée normale des Vertébrés, mais du même ordre que la sensibilité de la muqueuse linguale : avec des aiguilles haphiesthésimétriques ayant une pointe d'un dixième de millimètre de diamètre, j'ai constaté que le seuil des réactions pour une excitation de contact était obtenu pour une pression de 7^{mgr}, 5 au bord du pied, de 20^{mgr} au bord du manteau (avec un temps de réaction de 20 centièmes de seconde environ). Or, pour l'homme, par comparaison, le seuil de sensibilité tactile pour la pulpe des doigts (la surface cutanée la plus sensible) est à 30 ou 40^{mgr} en moyenne; pour la muqueuse linguale, sa sensibilité est en revanche plus fine encore que celle du tégument des Patelles, et correspond à un seuil de 5 à 6^{mgr}. Chez les autres Gastéropodes, la plus grande sensibilité que j'aie rencontrée (chez des *Doris, Eolis, Littorina, Purpura* etc.) a toujours été représentée par un seuil de 7 à 8 ^{mgr}.

V. La Calyptrée et la Patelle.

L'éthologie de la Patelle est très semblable à celle de divers autres Gastéropodes, d'aspect très voisin, et dont les anciens malacologistes faisaient des Patellides. Je ne parle pas de l'*Helcion (H. pellucidum)*, qui paraît se comporter tout à fait comme la Patelle, d'après Davis, et qui est un Patellidé vrai, longtemps rangé dans le genre *Patella*. Mais il en est encore ainsi pour la Fissurelle, la Siphonaire, la Calyptrée.

Willcox a montré chez *Siphonaria alternata* Say et *Fissurella barbadensis* Gosselin, étudiées à la station biologique de Bermude,

que ces Gastéropodes, dont l'un est rangé dans les Pulmonés basommatophores et voisine avec les Opisthobranches, et dont l'autre est un Rhipidoglosse, étaient capables de revenir à la place constante où ils sont fixés tout comme le Docoglosse qu'est la Patelle.

La place des Siphonaires est marquée par une trace verte laissée par le pied, et celle des Fissurelles est aussi reconnaissable. Les unes et les autres restent immobiles à marée basse sur les roches calcaires littorales où elles ont été observées, et s'en vont, dès que la mer les atteint, à la recherche de la nourriture, surtout par temps calme. Elles regagnent leur place avant que la mer n'abandonne leurs rochers. Déplacées par l'observateur, les Fissurelles ne retrouvent pas leur demeure, mais, à une distance de 5 centimètres, les Siphonaires réussissent, pour échouer si on les éloigne d'une quinzaine de centimètres. Lorsqu'une Siphonaire n'a pas retrouvé sa place, elle erre deux ou trois jours avant de se fixer, et, dès lors, remise sur son ancien emplacement, ne paraît plus le reconnaitre et s'en éloigne.

Il est donc bien probable qu'il existe, chez ces espèces, une mémoire topographique du même ordre que celle de la Patelle, mais sensiblement moins développée, moins durable.

Chez la Calyptrée (*Calyptraea sinensis* L.), qui est un Monotocarde (Ténioglosse) et non un Diotocarde comme la Patelle, des faits très analogues peuvent encore se constater.

Simroth signale que l'approfondissement de la place fixe des Calyptrées a été constaté tout comme chez les Patelles.

J'ai constaté aussi que les phénomènes sensoriels étaient à peu près identiques chez les deux espèces. La Calyptrée explore avec ses tentacules céphaliques couchés, comme la Patelle ; elle réagit de la même manière aux vibrations du support, aux mouvements de l'eau, aux ébranlements, aux contacts. Une ombre subitement portée agit aussi de même par un phénomène de sensibilité « skioptique ». L'approche d'un pinceau imbibé d'essence d'anis ou de bergamote provoque une rétraction tentaculaire à près d'un centimètre, à 2 millimètres une rétraction du bord du manteau et du pied ; la partie antérieure du pied est nettement plus sensible, et la région centrale ne l'est point, ainsi que chez la Patelle.

Enfin le sens du retour et la mémoire topographique (Piéron, *1909 b*) se peuvent constater également. Mais, comme la Calyptrée vit sur des surfaces lisses, galets, faces internes de valves de Lamelli-

branches, etc., et que les supports sont de petites dimensions, les déplacements doivent être rares ; l'étude est d'ailleurs rendue difficile par le fait que la Calyptrée n'a pas un habitat littoral aussi élevé que la Patelle. Cependant, on obtient, en aquarium, des déplacements spontanés, au delà même des limites du support, avec retour à la place précise habituellement occupée. Déplacée sur son support, la Calyptrée, privée des indications de la mémoire motrice et des repères tactiles qui auraient été fournis au cours du chemin parcouru, est souvent capable de revenir cependant à sa place, montrant une certaine connaissance de la topographie environnante, malgré l'absence de tout relief saillant, absence qui explique la régularité du contour de la coquille de la Calyptrée opposée à l'irrégularité constatable chez la Patelle.

Au cours de ces retours après déplacement expérimental, on constate que le changement de la position du support vis-à-vis de la pesanteur n'empêche pas la Calyptrée de retrouver sa place ; il en est de même pour les Patelles fixées sur des galets, qui ont souvent le même habitat que certaines Calyptrées et un « comportement » à peu près identique.

D'une manière générale, la Calyptrée et la Patelle, et on y peut joindre la Siphonaire et la Fissurelle, présentent dans leur éthologie, dans leur « comportement », des phénomènes bien curieux de convergence, qui accompagnent une convergence non moins remarquable dans l'aspect morphologique ; et cette double convergence simultanée est du plus vif intérêt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

(Vers 330 av. J.-C.). ARISTOTE. — Περὶ τὰ ξῷα ἱστορίων (*Œuvres d'Aristote.* Edition gréco-latine. *Paris, Didot,* 4°, 1854, t. III, p. 148).

1892. AUBIN (P.-A.). — The limpet's power of adhesion. (*Nature,* t. XLV, p. 464-465).

1909. BOHN (G.). — De l'orientation chez les Patelles. (*C. R. de l'Académie des Sciences,* t. CXLVIII, p. 868-870).

1855. CLARK (W.). — A History of the Bristish marine testaceous Mollusca. (*London,* 8°, p. 257-261).

1885. DAVIS (J. R. Ainsworth). — The Habits of the Limpet. (*Nature,* t. XXXI, p. 200-201).

1895. DAVIS (J. R. A.). — The Habits of the Limpets. (*Nature,* t. LI, p. 511-512).

1903. DAVIS (J. R. A.) et FLEURE (H. J.). — L. M. B. C. Memoirs. X. *Patella.* (*Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society,* vol. XVII, p. 193-268).

1907. FAUVEL (P.). — Recherches sur les Otocystes des Annélides polychètes. (*Annales des Sciences naturelles. Zoologie,* t. VI, p. 1-149).

1898. FISCHER (H.). — Quelques remarques sur les mœurs des Patelles. (*Journal de Conchyliologie,* t. XLVI, p. 314-318).

1863. FISCHER (P.). — Note sur quelques points de l'Histoire naturelle des Patelles. (*Journal de Conchyliologie,* t. XI, p. 420).

1896. GEMMILL (J. F.). — On some cases of Hermaphroditism in the Limpet (*Patella*) with observations regarding the influence of nutrition on sea in the Limpet. (*Anatomischer Anzeiger,* XII Bd., p. 392-394).

1885. GIBSON (R. J. Harvey). — On the Anatomy and Physiology of *Patella vulgata.* Part. I. Anatomy. (*Transactions of the Royal Society of Edimburgh,* t. XXXII, p. 601-638).

1892 *a*. HAMILTON (J. Lawrence). — The limpet's strength. (*Nature,* t. XLV, p. 487).

1892 *b*. HAMILTON (J. Lawrence). — Limpet's adhesion power. (*Science,* p. 262).

1878. HAWKSHAW (J. Clarke). — On the action of Limpets (*Patella*) in sinking Pits in and abrading the Surface of the Chalk at Dover. (*The Journal of the Linnean Society. Zoology,* t. XIV, p. 406-411).

1865. JEFFREYS (J. G.). — Bristish Conchology. (*London,* 8°, vol. III, p. 230-235).

1859. KINAHAN (J. R.). — On the Tracings formed on recent rock surfaces by *Patella vulgaris* and other Molluscs. (*Natural History Review,* t. VI, 4 Février).

1872. LACAZE-DUTHIERS (H. de). — Otocystes ou capsules auditives des mollusques. (*Arch. de Zoologie expérimentale,* vol. I, [1], p. 96-168).

1831. LUKIS (Frederick C.). — Remarks on the Locomotion and Habits of the Limpet. (*The Magazine of Natural History,* t. IV, p. 346-351).

1894. Morgan (C. Lloyd). — The Homing of Limpets. (*Nature*, t. LI, p. 127).

1894. Nagel (W. A.). — Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln (*Biologisches Centratblatt*, XIV Bd., p. 385-399).

1904 *a*. Piéron (H.). — Du rôle du sens musculaire dans l'orientation de certaines espèces de fourmis (*Bulletin de l'Institut général psychologique*, IVe An., p. 168-185).

1904 *b*. Piéron (H.). — L'immobilité protectrice chez les animaux. (*Revue Scientifique*, t. I, p. 523-527).

1907. Piéron (H.). — L'adaptation à la recherche du nid chez les fourmis. (*C. R. de la Société de Biologie*, t. LXII, p. 216).

1908 *a*. Piéron (H.). — Contribution à l'étude de l'immobilité protectrice. (*C. R. de la Soc. de Biologie*, t. XLIV, p. 184-186 et 211-213).

1908 *b*. Piéron (H.). — De l'influence de l'oxygène dissous sur le comportement des invertébrés marins. (*C. R. de Soc. de Biologie*, t. XLIV, p. 886-888).

1908 *c*. Piéron (H.). — De l'influence réciproque des phénomènes respiratoires et du comportement chez certaines Actinies. (*C. R. de l'Académie des Sciences*, t. CXLVII, p. 1407-1410.)

1908 *d*. Piéron (H.). — La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. (*C. R. de l'Ac. des Sciences*, t. CXLVII, p. 279-280).

1908 *e*. Piéron (H.). — Le sens chimique des Limnées. (*Comptes rendus des travaux du Congrès de l'A. F. A. S. Clermont-Ferrand*, p. 82-83).

1909 *a*. Piéron (H.). — Sens de l'orientation et mémoire topographique de la Patelle. (*C. R. de l'Ac. des Sciences*, t. CXLVIII, p. 530-532).

1909 *b*. Piéron (H.). — Contribution à la Biologie de la Patelle et de la Calyptrée. Le sens du retour et la mémoire topographique. (*Archives de Zoologie expérimentale. Notes et Revue*, t. I [5], p. XVIII-XXIX).

1711. Réaumur (de). — Des différentes manières dont plusieurs espèces d'animaux de mer s'attachent au sable, aux pierres, et les uns aux autres. (*Mémoires de l'Académie royale des Sciences*, 22 avril, p. 109-112).

1907. Simroth (H.). — Gastropoda Prosobranchia — in — Bronn 's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. (*III Bd.*, *Mollusca*, II Abth. Gastropoda Prosobranchia).

1881. Spengel (J. W.). — Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. (*Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, XXXV Bd., p. 333-383).

1905. Willcox (M. A.). — Homing of *Fissurella* and *Siphonaria*. (*Science*, t. XXII, p. 90-91).

1892. Willem (Victor). — Contributions à l'étude physiologique des organes des sens chez les mollusques. III. Observations sur la vision et les organes visuels de quelques mollusques Prosobranches et Opisthobranches. (*Archives de Biologie*, t. XII, p. 123-149).

Émile GUYÉNOT.

LES FONCTIONS DE LA VESSIE NATATOIRE DES POISSONS TÉLEOSTÉENS [1].

INTRODUCTION.

Les connaissances, que nous possédons sur le rôle de la vessie natatoire des Poissons, progressèrent par une série d'étapes, réparties en deux périodes, dont l'histoire est une leçon de méthode scientifique.

Pendant longtemps, les naturalistes n'envisagèrent cet organe qu'au seul point de vue morphologique, et c'est en s'appuyant uniquement sur leurs observations anatomiques qu'ils s'efforcèrent d'en déduire la fonction qu'il convenait de lui attribuer. Cette interprétation varia suivant le détail de structure qui avait attiré plus particulièrement leur attention. C'est ainsi que les uns en firent un organe respiratoire, les autres une caisse de résonance, en rapport avec l'audition. On pensait que le contenu gazeux était sécrété dans l'intérieur de la vessie, mais, après la découverte du canal pneumatique, on admit que ce contenu n'était autre chose que de l'air atmosphérique dégluti et emmagasiné.

Mais la fonction, qui fut le plus généralement attribuée à la vessie aérienne, fut une fonction locomotrice. D'après cette dernière opinion, dont Borelli fut le promoteur, la vessie, en se contractant ou en se relâchant, déterminerait des modifications du poids spécifique, qui feraient monter ou descendre le Poisson. On rencontre en effet dans la paroi de la vessie de certains Poissons des fibres musculaires lisses ou striées, dont l'existence semblait justifier la théorie ; mais une généralisation, plus soucieuse de l'intérêt de la doctrine que de l'observation exacte des faits, dota généreusement d'éléments con-

[1] Avec la planche III.

tractiles des vessies qui en sont entièrement dépourvues. D'ailleurs, il fut convenu qu'à défaut de muscles vésicaux, les muscles de la paroi du corps étaient également capables de produire les modifications de volume du sac gazeux. Cette séduisante théorie devait régner, presque sans conteste, pendant près de deux siècles ; pour la consacrer, on inventa le terme de *vessie natatoire*. Les naturalistes les plus éminents n'hésitèrent pas à lui donner l'appui de leur autorité et elle se trouve encore reproduite dans la plupart des traités classiques.

De toutes ces déductions plus ou moins heureuses, touchant les fonctions de la vessie pneumatique, aucune ne devait résister au contrôle de l'expérience. En ce qui concerne le rôle hydrostatique de la vessie, les belles recherches de A. Moreau et de L. Charbonnel-Salle ont ruiné complètement la théorie de Borelli et nous ont permis d'apprécier, d'une façon infiniment plus exacte, les modifications que subit cet organe dans leurs rapports avec la station ou la locomotion de l'animal.

Les auteurs qui suivirent confirmèrent les résultats des recherches précédentes ou les complétèrent par de nouvelles études. Cependant, si les faits s'imposent généralement aux esprits, les vieilles erreurs sont tenaces et profondément enracinées. Aussi n'est-il pas étonnant, de voir un auteur récent, A. Jæger, s'efforcer d'exhumer et de restaurer quand même la théorie de Borelli. A la vérité, cette tentative, basée sur des critiques superficielles des recherches de A. Moreau et de Charbonnel-Salle, sur des expériences contestables et sur des inexactitudes anatomiques, ne paraît pas avoir eu grand écho. Dans un travail de 1908, S. Baglioni se range à la théorie de Moreau et la confirme par de très intéressantes investigations.

Lorsque Weber décrivit en 1820 les remarquables connexions que présente, chez certains Poissons, la vessie aérienne avec l'appareil acoustico-labyrinthique, il en conclut que la vessie était destinée à renfoncer les ondes sonores et à les transmettre à l'oreille. Admise par beaucoup, cette opinion fut combattue par quelques-uns. C'est ainsi que Hasse, Bridge et Haddon estimèrent que, par ce moyen, l'animal était « renseigné » sur l'état de plus ou moins grande distention de sa vessie et par suite sur le niveau auquel il se trouve ou sur les variations de la pression atmosphérique. S. Baglioni pense que la vessie devient ainsi l'organe qui détermine

les mouvements réflexes des nageoires, par lesquels le Poisson regagne le niveau où il se trouve en équilibre. J'ai pu, en 1904, mettre expérimentalement en évidence que, chez les Cyprins, les connexions de la vessie aérienne avec le labyrinthe conditionnent l'ouverture ou la fermeture du sphincter que j'ai décrit à l'orifice œsophagien du canal pneumatique.

La méthode expérimentale a ainsi permis de donner une interprétation exacte des diverses particularités anatomiques qui frappèrent les premiers observateurs. Dans ces dernières années, des recherches très intéressantes ont été faites sur les conditions de production des gaz dans la vessie aérienne et notamment sur un acte nouveau en physiologie, la sécrétion de gaz oxygène. Les recherches histologiques ont précisé la structure et le fonctionnement des corps rouges et des « glandes gazeuses » qui leur sont annexées.

La fonction de la vessie aérienne n'est donc pas unique : l'organe présente un grand nombre de modifications anatomiques, en rapport avec des adaptations variées suivant les groupes. Il convenait d'essayer de réunir les notes éparses, de condenser les recherches souvent divergentes, de mettre en relief les acquisitions expérimentales récentes et leur contradiction avec les spéculations déductives et traditionnelles. Ces considérations légitiment le présent travail.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE EXTERNE de la VESSIE NATATOIRE

La vessie aérienne des Poissons Téléostéens apparaît, chez l'embryon, sous la forme d'un diverticule creux de la paroi dorsale ou latérale de l'œsophage. Elle constitue, chez l'adulte, un sac élastique, rempli de gaz, situé dans la partie dorsale de la cavité générale, entre les reins et la colonne vertébrale d'un part, le tube digestif et ses annexes, d'autre part. Tantôt la communication primitive avec l'œsophage persiste sous l'aspect d'un canal perméable, le canal pneumatique (Poissons Physostomes), tantôt ce dernier s'oblitère et se trouve remplacé par un cordon fibreux (Poissons Physoclistes).

En ce qui concerne sa forme extérieure, on peut dire, d'une façon générale, que la vessie aérienne est un sac plus ou moins ovoïde, allongé d'avant en arrière; mais cette disposition peut être très profondément modifiée, soit en raison des variétés de forme que présente le corps des divers Poissons, soit par suite d'adaptations à des rôles multiples et variés.

C'est ainsi, par exemple, que la vessie natatoire peut être simple et conique (Brochet, Saumon), fusiforme (Hareng), ovalaire (plusieurs Labres et Silures), en forme de cœur (Pimelode), ou de fer à cheval (*Ailia;* BRIDGE et HADDON).

Dans plusieurs groupes, la vessie est divisée par une constriction transversale en deux lobes dont l'un est antérieur, l'autre postérieur. Cette disposition se rencontre surtout chez quelques Silures (*Pimelodus filamentosus* LICHTENSTEIN), chez les Cyprins, les Characins et les Gymnotes : elle paraît être en rapport avec l'existence des osselets de Weber qui caractérisent ces quatre familles. Chez les Gymnotes les deux sacs antérieur et postérieur communiquent entre eux par un tube étroit, d'où se détache le canal pneumatique [1]. Il existe quelquefois deux étranglements transversaux qui donnent naissance à trois poches vésicales (*Ophidium*, quelques Labres, Catastome macrolépidote) [2]. Il y a quatre poches dans la vessie de *Pimelodus pangasius* HAMILTON BUCHANAN (TAYLOR.)

---

(1) REINHARDT. *Archiv. f. Naturgesch. 1854*. T. I, p. 169.
(2) VALENCIENNES. *Histoire des Poissons*. T. XIX, p. 485.

Des constrictions longitudinales compliquent fréquemment cette structure. Le lobe postérieur des vessies doubles peut être ainsi divisé en deux sacs latéraux, le lobe antérieur restant unique; mais ce dernier peut se transformer à son tour : il y a ainsi quatre loges à la vessie aérienne chez *Gadus pollachius* LIN., chez le Mugil [1]. La séparation est très prononcée chez le Tetrodon oblong. On rencontre deux vessies latérales, réunies par un canal médian, chez les Siluroides *Clarias* et *Callichthys*. Enfin le *Pimelodus gagora* HAMILTON BUCHANAN présente deux vessies closes l'une et l'autre et placées côte à côte dans une capsule osseuse (TAYLOR).

La vessie est le plus ordinairement limitée à la cavité générale, à l'intérieur de laquelle elle est libre ou fixée aux vertèbres et aux côtes par des expansions fibreuses. Mais chez certains Poissons elle est prolongée en arrière, jusque dans la queue. Tantôt il existe deux appendices creux, terminés en cœcum, cheminant de chaque côté sous les muscles de la queue, au voisinage du squelette, — c'est le cas d'un grand nombre de Poissons appartenant aux familles des *Sparidæ*, *Mænidæ*, *Carangidæ*, *Scombridæ* et *Notopteridæ* — tantôt l'extrémité postérieure de la vessie elle-même vient se loger dans l'arc hémal formé par les arcs inférieurs des vertèbres caudales. Cette extension de la vessie à la région de la queue se rencontre souvent chez des Poissons dont le corps est aplati latéralement et chez lesquels, pour atteindre un développement suffisant, la vessie doit s'étendre hors de la cavité abdominale.

Les variations de structure les plus remarquables que présente la vessie natatoire sont celles qui résultent de la présence, à la surface de l'organe, de diverticules creux, terminés en cœcum ou du cloisonnement de sa cavité par des septa plus ou moins nombreux. D'une façon générale ces deux dispositifs se rencontrent plus particulièrement chez les Poissons dont la vessie joue un rôle phonateur.

Plusieurs espèces de Poissons, appartenant aux familles des *Serranidæ*, *Berycidæ*, *Sparidæ*, *Gadidæ*, *Notopteridæ*, *Clupeidæ*, ont une vessie pourvue d'une paire de prolongements antérieurs creux, qui se rendent jusqu'à la base du crâne. Ces appendices, que j'étudierai plus loin en détail, relient la vessie natatoire à l'appareil acoustico-labyrinthique. La forme la plus compliquée

---

[1] REDI. *De animalculis vivis quæ in corporibus Animalium vivorum reperiuntur observationes*, pl. 3, fig. 4.

de ce genre de connexion est réalisée par l'apparition des osselets de Weber.

L'extrémité postérieure de la vessie possède aussi quelquefois des prolongements dirigés en arrière et qui peuvent, nous l'avons vu, pénétrer dans la région caudale. On rencontre ces appendices postérieurs en même temps que des diverticules antérieurs chez le *Notopterus*. La vessie cordiforme de *Rita crucigera* HAMILTON BUCHANAN (1) (Siluroïde) présente de chaque côté un prolongement postérieur qui s'étend jusqu'au voisinage de l'anus.

Chez les *Otolithus* (Sciænidæ) la vessie, effilée en arrière, est élargie et tronquée en avant. A chacun de ses angles antéro-latéraux prend naissance un tube qui se bifurque aussitôt en deux sacs fusiformes, dont l'un est antérieur, l'autre postérieur.

Les bords latéraux de la vessie natatoire de certaines espèces de *Doras* (2), telles que *Doras maculatus* VALENCIENNES, sont ornés d'une frange d'appendices cœcaux. Ces appendices latéraux sont très remarquables chez les *Sciæna*, où leur nombre peut être de cinquante-deux ; ils se ramifient abondamment. Ces diverticules sont groupés par touffes sur les flancs de la vessie de *Corvina lobata* CUVIER et VALENCIENNES (Sciænidæ).

Chez un autre Scienoïde, *Pogonias chromis* LIN., la partie antérieure de la vessie aérienne porte des appendices digités. Le plus postérieur d'entre eux s'effile en un tube, porteur lui-même d'expansions ramifiées, qui, se dirigeant en arrière, s'ouvre dans la région postérieure de la vessie. Je citerai enfin le cas si curieux de *Collichthys lucida* RICHARDSON (3), Scienoïde des mers de la Chine. Sur chaque côté de sa vessie natatoire naissent vingt-cinq diverticules creux richement ramifiés. Certains d'entre eux gagnent la ligne médiane dorsale ou ventrale et peuvent se fusionner avec ceux du côté opposé. Ces prolongements, enveloppés par le péritoine, forment ainsi deux arcs : l'un dorsal entre la vessie natatoire et le rachis, l'autre ventral et renfermant dans sa concavité l'intestin, le foie et les glandes génitales.

Si la surface externe de la vessie est ainsi fréquemment modifiée, sa surface interne ne l'est pas moins par l'apparition de cloisons

---

(1) DAY. P. Z. S. 1871, p. 703.

(2) SÖRENSEN. « *Lydorganer hos Fiske* ». *Copenhagen*, 1884, p. 85.

(3) GÜNTHER. *Brit. Mus. Cat. Fishes*. II, 1860, p. 313.

plus au moins complètes. Ces septa donnent parfois à cette face de l'organe un aspect celluleux qui rappelle celui qu'offre la vessie de certains Ganoïdes, tels que le Lépidostée. Ils sont très développés chez *Erythrinus* [1] (Characinidæ) et forment une sorte de réseau chez quelques espèces de *Pangasius* (Siluridæ). La vessie est divisée, chez un grand nombre de Siluroïdes, par deux septa primaires disposés en T, en une loge antérieure et en deux loges postérieures, à grand axe longitudinal, communiquant entre elles. Souvent des septa additionnels cloisonnent incomplètement les deux loges postérieures. Chez les Trigles, la vessie est divisée en deux compartiments par un diaphragme musculaire transversal, percé d'un orifice central. Ce diaphragme joue un rôle, que MOREAU a mis nettement en évidence, dans la production des sons qu'émettent les Grondins.

Cet exposé sommaire des variétés extrêmement nombreuses que peut présenter la vessie aérienne dans son contenu, ses appendices ou la division de sa lumière me paraît donner une idée suffisante du polymorphisme de cet organe. Non seulement cette énumération nous fait soupçonner combien les fonctions que remplit la vessie des Poissons doivent être variées et complexes ; mais elle nous met en garde contre toute généralisation hasardeuse des mécanismes que les expérimentateurs ont pu constater chez certains Poissons. Il importe de limiter les résultats expérimentaux aux groupes de Poissons chez lesquels ils ont été obtenus.

---

(1) J. MULLER. *Ber. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin.* 1842, p. 177.

CHAPITRE II.

STRUCTURE DE LA VESSIE NATATOIRE.

Les parois de la vessie pneumatique peuvent varier beaucoup, quant à leur structure histologique ; d'une façon générale, on peut néanmoins y reconnaître l'existence de deux couches superposées : une couche interne conjonctive et tapissée par un épithélium pavimenteux ou cylindrique et une couche externe, formée de fibres conjonctives et élastiques disposées sur un ou plusieurs plans. La paroi propre de la vessie est en outre unie lâchement, ou parfois étroitement, à une membrane d'enveloppe externe, brillante, nacrée, constituée par des faisceaux de fibres d'une nature spéciale. Ces fibres sont peu extensibles et facilement déchirables. L'organe est partiellement ou entièrement revêtu à l'extérieur par le péritoine.

Chez certains Poissons, les parois de la vessie pneumatique renferment des fibres musculaires lisses ou striées. On les rencontre surtout chez les Poissons dont la vessie possède un rôle phonateur. A. Moreau [62] a notamment montré que les faisceaux musculaires striés de la vessie des Trigles servaient uniquement à la production des sons émis par ces animaux.

Un grand nombre de Poissons ont, par contre, une vessie élastique, mais non contractile. C'est notamment le cas des Cyprins : (Carpe, Tanche, Gardon). Je signalerai immédiatement que la plupart des auteurs ont attribué à la vessie natatoire des Cyprinidés des fibres musculaires qu'elle ne possède généralement pas (*Chondrostoma nasus* Lin. présenterait cependant des fibres musculaires, disposées en bandes spiralées). Cette erreur anatomique est doublement regrettable : d'une part elle incita certains auteurs à s'efforcer de mettre en évidence une contractilité de l'organe, dont la non existence est prouvée par l'expérience ; d'autre part elle conduisit J. Müller à formuler une théorie erronée, dans le but de donner une signification à la séparation en deux lobes de la vessie pneumatique des Cyprins. J. Müller [66] admit, en effet, que la vessie postérieure en se contractant ou en se relâchant faisait varier le volume de la vessie antérieure. Les déplacements du centre de

gravité, qui en résulteraient, permettraient à l'animal de s'élever la tête dirigée vers la surface ou de s'abaisser la tête dirigée vers le fond. Cette hypothèse est examinée et mise en face des résultats expérimentaux dans un autre chapitre; mais il importe dès maintenant d'en montrer le peu de fondement, par l'étude de la structure histologique de la vessie d'un Cyprin, tel que la Tanche.

La vessie pneumatique de la Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.) est divisée par une constriction médiane en deux parties : une portion antérieure ou vessie crâniale et une portion postérieure ou vessie caudale.

A. Vessie caudale. — La vessie caudale a la forme d'un cône à sommet postérieur, dont la base, convexe antérieurement, présente en son milieu un orifice assurant la communication avec la vessie crâniale. Sa paroi est formée de trois couches superposées qui sont de dedans en dehors : une tunique muqueuse, une tunique élastique, une tunique séreuse. Cette dernière n'est autre que le péritoine, qui tapisse la vessie sur la plus grande partie de sa surface et la maintient appliquée contre la colonne vertébrale. La deuxième tunique est formée de fibres élastiques très serrées et disposées en deux plans : elles sont orientées longitudinalement dans le plan interne, circulairement dans le plan externe. Ces fibres élastiques s'agglomèrent localement et s'infiltrent de tissu conjonctif, pour constituer deux épaississements, en forme de rubans étroits, qui sont disposés d'avant en arrière, sur chaque flanc de la vessie. Au niveau de ces épaississements, les deux couches de fibres élastiques longitudinales et circulaires sont intimement fusionnées et ne peuvent être séparées. La surface externe de la tunique élastique est recouverte d'une nappe mince de tissu conjonctif, renfermant des rameaux artériels et veineux. Chaque rameau se divise en un grand nombre de capillaires fins, qui cheminent d'abord parallèlement entre eux, puis s'étalent en éventail.

La tunique muqueuse comprend un épithélium et un chorion. L'épithélium est pavimenteux ; je l'ai nettement mis en évidence par l'imprégnation au nitrate d'argent ; ses cellulles sont allongées et de contour assez régulier. Le chorion est représenté par une mince couche de tissu conjonctif.

En aucun point, je n'ai rencontré de fibres musculaires lisses ou striées ; je m'en suis assuré, soit par l'examen de coupes transver-

sales ou longitudinales, soit par l'étude directe des tuniques étalées et colorées au picrocarmin, soit enfin par des dissociations dans la solution physiologique, dans la solution d'acide azotique à 5 % ou dans la potasse à 40 %.

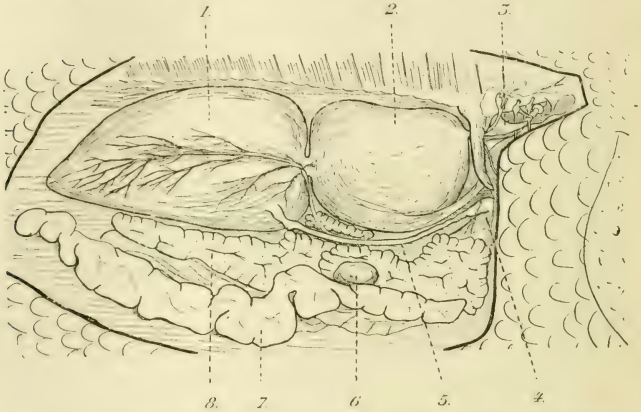


Fig. 1. — Vessie natatoire et canal pneumatique de la Tanche (*Tinca vulgaris*, Cuv.) : 1, vessie caudale ; 2, vessie craniale ; 3, malleus ou premier osselet de Weber ; 4, œsophage et renflement œsophagien du canal pneumatique ; 5, canal pneumatique ; 6, vésicule biliaire ; 7, testicule ; 8, foie.

B. Vessie craniale. — Elle est constituée par deux membranes : une membrane externe, brillante, que j'ai nommée dans un travail antérieur, *membrane nacrée*, et une membrane interne, mince et translucide [42].

La membrane nacrée est une formation propre à la vessie crâniale et représente vraisemblablement la membrane d'enveloppe, de même aspect, qui revêt, sur toute leur surface, les vessies simples. La membrane interne est homologue de la paroi tout entière de la vessie caudale ; elle est formée des mêmes tuniques : une tunique élastique externe, une tunique muqueuse interne à épithélium pavimenteux. L'épaisseur de sa paroi est très faible ; cette minceur détermine la plus grande extensibilité et la plus grande élasticité de la vessie crâniale. La tunique élastique présente de même que celle de la vessie caudale des épaississements formés exclusivement de fibres élastiques et de tissu conjonctif : ils constituent une bande

longitudinale étroite, passant par la ligne médiane dorsale, une bande plus large et plus épaisse, au niveau de la ligne médiane ventrale, enfin une sorte de godet coiffant la partie postérieure de la vessie crâniale et prolongé sur l'étranglement intervésical. Ce dernier est formé par du tissu conjonctif élastique qui s'épaissit en bourrelets faisant saillie à l'intérieur de l'orifice intervésical, mais sans jamais l'obstruer. La sangle médiane divise très incomplètement la vessie en deux lobes latéraux et donne à sa partie antérieure un aspect cordiforme. Cette sangle est beaucoup plus développée dans la vessie d'autres Poissons, tels que la Loche (*Cobitis fossilis* Lin.).

La membrane nacrée, tapissée extérieurement par le péritoine, est formée d'une couche externe fibrillaire et d'une couche interne muqueuse. La première est formée de fibres réfringentes, blanchâtres, d'une constitution spéciale, si l'on en juge d'après leur friabilité et leur réaction vis-à-vis des colorants. Elles sont disposées suivant deux plans facilement séparables : longitudinalement dans le plan externe, circulairement dans le plan interne. Cette disposition est inverse de celle qui est observée dans la paroi propre de la vessie crâniale et dans la tunique élastique de la vessie caudale. La tunique muqueuse est formée d'un chorion très mince et d'un épithélium plat, dont les contours, dessinés par l'imprégnation argentique, sont sinueux et irréguliers.

Le sac, que forme la membrane nacrée, se fixe en avant, par une surface d'insertion triangulaire, à l'apophyse descendante de la quatrième vertèbre. Elle émet en outre, de chaque côté, un ruban fibreux, qui s'attache à l'extrémité postérieure du *malleus* ou troisième osselet de Weber. La membrane nacrée ne se prolonge pas sur la vessie caudale : elle s'arrête au niveau de l'étranglement intervésical en formant un anneau fibreux, lâchement uni aux parois de la vessie.

Entre la membrane nacrée et la vessie crâniale, existe une couche mince d'un tissu semi-liquide, jaunâtre, réfringent, dont l'aspect rappelle celui du tissu arachnoïdien qui comble la cavité crânienne. Ce tissu est constitué par un réticulum conjonctif, richement vascularisé, renfermant un grand nombre de vésicules graisseuses. On y voit aussi des chromatophores, disposés en file.

La membrane nacrée constitue en somme un sac, analogue à une

séreuse, à l'intérieur duquel la vessie crâniale se déplace facilement, lorsque son volume varie.

Contrairement à cette description, les auteurs attribuent généralement à cette vessie des éléments musculaires. L'origine de cette légende incombe à WEBER qui prit pour des bandes musculaires, les épaississements fibreux que j'ai décrits au niveau des deux vessies et au niveau de l'étranglement intervésical : « Tunica vesicæ interna, quæ pellucida, tenuis et elastica est, superficiem internam laevem, externam striis fibrarum muscularium transversalium tectam habet. In utroque enim latere partis inferioris vesicæ stria talis, dimidiam partem pollicis lata, in superficie vesicæ valde elata, ab extremitate ejus inferiori ad superiorem ascendit. Eo loco, quo inferior vesicæ pars cum superiori cohœret, utraque stria confluit, omnemque vesicam annuli instar ambit ».

« Similis stria fibrarum muscularium transversalium, dimidiam partem pollicis lata in media superficie posteriori partis superioris vesicæ natatoriæ ad summum apicem ascendit ».

L'existence des fibres musculaires indiquées par WEBER fut admise par J. MÜLLER [66] et à sa suite par MONOYER [58] qui contribua à vulgariser la théorie de J. MÜLLER, relative aux mouvements de bascule du Poisson. « J'ajouterai, affirme MONOYER, que chacun des lobes vésicaux est pourvu de fibres musculaires propres, capables, par conséquent, de faire passer la masse gazeuse d'un compartiment dans l'autre ».

Cependant en 1887, CHARBONNEL-SALLE [18] réduisit à néant et l'assertion anatomique de ces deux auteurs et leur interprétation physiologique. Non seulement il démontra expérimentalement l'absence de variations actives du volume de la vessie pneumatique, mais il démontra la non contractilité électrique de cet organe et l'absence de fibres musculaires dans ses parois. « Il nous a été impossible, dit-il, de trouver sur des vessies de Tanche le moindre indice de fibres ; l'organe nous a paru entièrement constitué par des plans de faisceaux élastiques, se coupant sous divers angles. Il en est de même pour le Brochet, où le feutrage des fibres élastiques est fort serré et inextricable ». Chez ce dernier animal, CZERMAK [24] avait cependant indiqué la présence d'une couche mince de fibres lisses, tapissant le péritoine, à la face inférieure de la vessie, et prétendu avoir observé manifestement la contractilité de l'organe sous l'influence des courants induits. « Nous affirmons, déclare CHARBONNEL

SALLE, que celle-ci n'existe pas, ou bien est tellement rudimentaire, qu'elle laisse l'expérimentateur dans le doute. Nous avons adapté un manomètre à eau à la vessie ; nous avons excité celle-ci plus ou moins longtemps, soit tout à fait distendue, soit en partie dégonflée : jamais nous n'avons vu le moindre mouvement de la colonne d'eau, la moindre ride à la surface de l'organe. Ce résultat n'a pas laissé que de nous surprendre en présence des assertions des auteurs ».

J'ai répété sous une forme un peu différente l'expérience faite par CHARBONNEL-SALLE et je puis pleinement confirmer ses conclusions, du moins en ce qui concerne la vessie de la Tanche. Une vessie de Tanche est rapidement extirpée, après ligature du canal pneumatique, et placée dans un flacon, plein de solution physiologique, entre deux plaques de cuivre, reliées aux pôles d'une bobine de Ruhmkorff. Le flacon est hermétiquement fermé par un bouchon, dans lequel est mastiqué un fin tube de verre. L'eau s'élève dans ce tube à un certain niveau. Une patte de grenouille, servant de témoin, atteste, par ses contractions, le passage du courant. Toute variation du volume de la vessie doit produire un déplacement du ménisque. Or, je n'ai jamais observé, après le passage de courants faradiques isolés ou de fréquence moyenne, aucune dénivellation.

Cependant, en 1903, A. JÆGER [50], qui s'efforce de restaurer la théorie de BORELLI, admet aussi la théorie de J. MÜLLER et décrit, à l'exemple de ce dernier, les prétendues formations musculaires de la vessie. « La partie antérieure, dit-il, est élastique et par suite très dilatable ; elle présente dans la couche interne, sur la ligne médiane de la face ventrale, une bande longitudinale, transversalement fibrillaire, de faisceaux musculaires lisses. La postérieure, au contraire, n'est pas élastique et présente dans la couche externe deux bandes musculaires semblables. Il faut en conclure, d'une façon certaine, comme J. MÜLLER l'a déjà indiqué, que le Poisson peut, ne modifiant le volume de sa vessie antérieure, augmenter ou diminuer le poids spécifique de la partie antérieure de son corps et faciliter ainsi sa montée ou sa descente dans l'eau ». Ailleurs, A. JÆGER, au sujet de l'étranglement intervésical, parle de la « division de la vessie natatoire de la Tanche en deux moitiés, séparées par un muscle d'occlusion ».

Je me suis étendu à dessein sur la question de la présence ou de l'absence de fibres musculaires dans la vessie de la Tanche, parce que cet animal est un de ceux que les physiologistes, eu égard à sa

grande résistance, choisirent le plus souvent, comme sujet d'expérience. Il est, de plus, fort remarquable de voir une ancienne théorie, soutenue à diverses reprises par de nombreux auteurs, être basée presque exclusivement sur une assertion anatomique, qu'aucun d'eux ne prit la peine vérifier.

Il reste acquis, comme conclusion des recherches de CHARBONNEL-SALLE et des miennes, que la vessie natatoire des Cyprins (car je n'ai pas trouvé non plus de fibres musculaires dans les vessies de *Carassius auratus* LIN., *Leuciscus rutilus*, LIN., *Cyprinus carpio* LIN., *Abramis brama* FLEM.) est dépourvue d'éléments musculaires et par suite non contractile.

Ce résultat ne saurait beaucoup étonner : si la vessie natatoire se développe sous la forme d'un bourgeon du tube digestif, les muscles qui entrent dans la constitution de ce dernier ne sont prolongés (ainsi que je l'ai montré en 1904), que sur la partie la plus antérieure du canal pneumatique. Ils forment à ce niveau un puissant sphincter. Tout le reste du canal pneumatique offre nettement la structure que possède la vessie natatoire, qui n'est que sa partie terminale élargie : une couche externe élastique et une couche interne muqueuse.

Ces conclusions ne sont susceptibles que d'une généralisation relative. Il existe des vessies natatoires pourvues de muscles très développés. J. MÜLLER a décrit chez quelques espèces une structure musculaire toute particulière. La contractilité de la vessie pneumatique paraît, dans ce cas, évidente. Resterait encore à rechercher quand et comment elle se manifeste et si le rôle de ces muscles est de modifier la densité du Poisson et de provoquer ainsi la locomotion.

CHAPITRE III.

LA FONCTION HYDROSTATIQUE DE LA VESSIE NATATOIRE.

L'existence, à l'intérieur du corps des Poissons, dont les tissus sont plus denses que l'eau, d'une masse gazeuse, enfermée dans un réservoir élastique, devait attirer de bonne heure l'attention des naturalistes. Il paraissait évident qu'un semblable organe modifiât les conditions de l'équilibre et de la locomotion de l'animal au sein de l'eau ; mais l'interprétation exacte du rôle joué par la vessie ne fut obtenue que tardivement, grâce aux résultats de la méthode expérimentale.

Les philosophes naturalistes de la fin du dix-septième siècle, qui, sous l'influence de Descartes, ne voulaient voir dans l'organisme qu'une pure mécanique, crurent trouver, dans la locomotion du Poisson, une démonstration éclatante de leur théorie. Il est certain, que la locomotion ne peut résulter que d'actes mécaniques ; mais dans un but de simplification et par analogie avec une expérience classique de physique, les iatro-mécaniciens considérèrent à priori le Poisson comme un ludion, et pensèrent que la vessie, par ses variations de volume, était le principe des déplacements en hauteur du corps tout entier.

Déjà Robert Boyle [11], en 1676, chercha à déduire des principes de la physique le rôle de la vessie pneumatique, qu'il assimilait à une bulle d'air dont le volume augmente à mesure qu'elle s'élève. En 1685, Borelli [10] émit à ce sujet une théorie, qui par sa simplicité, par sa vraisemblance anatomique, séduisit facilement les esprits. Par l'action de muscles intrinsèques ou extrinsèques, le Poisson peut modifier activement le volume de sa vessie, conséquemment de son corps entier. Les modifications corrélatives du poids spécifique de l'animal produisent les déplacements du corps suivant la verticale. Veut-il s'élever ? Le Poisson dilate sa vessie, devient plus léger et monte ; veut-il gagner la profondeur ? Il comprime sa vessie devient plus lourd et descend.

Suivant la comparaison classique, le Poisson est semblable à un ludion portant en lui la cause active de ses déplacements.

Cette théorie fut soutenue à nouveau par Charles Preston (1695) [74]. Ray et Villoughby [105]; Cl. Perrault [72]; Artedi [1]; Fr. Gmelin [39] adoptèrent une opinion analogue, mais en considérant la compression seule comme un phénomène actif. Biot [6], qui étudia surtout les gaz contenus dans la vessie, se rallia à la théorie de Borelli.

Et. Geoffroy St-Hilaire [37] admit au contraire que la dilatation de la vessie était seule active. Il décrivit des « muscles furculaires », qui feraient basculer en avant la première côte, entraînant avec elle les côtes suivantes par le jeu des aponévroses ; d'où élargissement de la cavité générale et dilatation de la vessie. Le retour au repos de l'appareil produirait la compression.

En 1809, Delaroche [28] publia un important travail sur la vessie natatoire, dans lequel il inclinait à penser que les muscles qu'on rencontre dans la vessie d'un certain nombre d'espèces « ont probablement pour usage de comprimer plus ou moins fortement le gaz qu'elle renferme, non pour changer le poids spécifique du Poisson, mais au contraire pour le maintenir toujours au même point » ou pour rétablir l'équilibre, lorsque le Poisson a changé de niveau. « Mais, dans son rapport sur le travail de Delaroche, Cuvier [23] rejeta les vues de cet auteur et déclara s'en tenir aux idées de Borelli sur l'emploi de la vessie aérienne des Poissons ».

« Après cette consécration magistrale, la théorie fut définitivement reçue. En Allemagne J. Müller, puis Stannius l'appuyèrent de leur autorité ; en France, Duméril, Daguin [25] l'énoncèrent dans leurs ouvrages ». En 1866, Richard Owen [71] déclare, au sujet de la vessie aérienne, que « sa fonction principale et la plus générale est une fonction mécanique et qu'elle sert à régulariser la densité du Poisson, qu'elle l'aide à se maintenir à un niveau choisi et à plonger ou à s'élever selon l'occasion ».

Cependant Treviranus [101], Fischer [35] avaient objecté à la théorie de Borelli, que des mouvements dus à la vessie ne pourraient être que très lents, tandis que nous voyons au contraire les Poissons en exécuter de très rapides avec facilité, aussi bien lorsqu'ils s'élèvent ou s'abaissent ou qu'ils se déplacent horizontalement. Ils ont donc dans leurs nageoires des moyens, pour produire leurs déplacements, qui rendent celui-là inutile.

Bergmann [5] fit remarquer que la vessie, subissant l'influence de la pression extérieure, devenait dangereuse sitôt que l'animal s'écartait de son plan d'équilibre et que, par suite, elle obligeait le Poisson à ne pas dépasser une zone déterminée.

En 1866, Gouriet [40] se fondant sur l'observation de Gerdy, publiée par Dugès [31], et sur ses propres expériences, rejeta complètement la théorie de Borelli : il affirma que des Poissons, auxquels il avait extirpé la vessie natatoire, pouvaient sans le secours de cet organe s'élever, descendre à leur guise et même flotter à la surface. Mais il semble bien, ainsi que l'a indiqué Moreau, que la cavité générale de ces Poissons, remplie d'air au cours de l'opération, leur tenait lieu de flotteur.

« Le problème hydrostatique fut nettement posé, mais incomplètement résolu par Harting [44], dont le travail contient la description d'un appareil, le physomètre, destiné à mesurer le volume d'un Poisson captif dans une cage et porté à des niveaux variés ».

Lorsqu'en 1876, A. Moreau publia son important travail, sur le rôle hydrostatique de la vessie aérienne, deux opinions se trouvaient donc en présence : les uns admettaient que la vessie natatoire était le siège de variations rapides et actives de volume, déterminant les changements de niveau du Poisson ; les autres pensaient au contraire que cet organe était le siège de variations de volume rapides et passives, dues aux changements de niveau du Poisson. D'une part, des déductions purement théoriques, d'autre part des expériences peu démonstratives, tels étaient les arguments des partisans de l'une et l'autre opinion.

Expériences de A. Moreau.

A. — Dans une première série d'expériences, A. Moreau [62] immobilise un Poisson, tel qu'une Perche, dans une cage légère, soutenue par un ballon de verre, surmonté d'une pointe fine et équilibrée par un godet contenant du mercure. L'appareil est disposé de telle sorte que la pointe fine du ballon s'élève au-dessus de la surface de l'eau. Si on détermine une augmentation de pression de l'air contenu dans le bocal, l'appareil s'enfonce et on note à quelle pression la pointe ne fait plus qu'une très légère saillie au-dessus de l'eau. Si on ajoute alors une pression très faible, « l'excès même

très faible de la densité de l'appareil sur celle de l'eau, amène sa chute dans un milieu qu'on peut considérer comme ayant la même densité à toutes les hauteurs, mais, à mesure, que le Poisson descend plus bas, la colonne d'eau grandit au-dessus de lui et diminue son volume, sans que la pompe augmente la pression. Le Poisson descend ainsi avec une vitesse accélérée jusqu'au fond, où il arrive avec un volume diminué en raison de la pression de la colonne d'eau parcourue pendant sa chute ».

Pour faire remonter l'appareil tombé au fond, il faut diminuer la pression de la petite quantité qui a été nécessaire pour submerger la pointe du ballon, plus une quantité égale à celle que mesure la colonne d'eau parcourue. L'appareil remonte alors à la surface avec une vitesse uniformément croissante.

Dans ces conditions, le Poisson, privé de l'exercice de ses nageoires, paraît absolument inerte. Il subit des modifications passives de son volume, sous l'influence des variations de la pression qui pèse sur son sac gazeux. Jamais il ne présente de mouvements spontanés de descente ou d'ascension, qui seraient alors imputables à des modifications actives du volume de sa vessie. « Cette expérience montre, dit Moreau, que chez un Poisson captif, le volume de la vessie natatoire, apprécié ici par la densité, est en raison inverse de la pression ; elle montre aussi que le Poisson n'a réagi par aucun artifice sous l'influence de la pression ». L'expérience a donné des résultats identiques pour divers Poissons à vessie close ou à vessie ouverte.

B. — Dans une seconde série d'expériences, A. Moreau étudia les variations de volume que présente le Poisson lorsqu'il se transporte à des niveaux variés, par le libre jeu de ses nageoires.

Le Poisson est placé dans un bocal entièrement rempli d'eau et fermé hermétiquement. Une ouverture latérale donne insertion à un tube, coudé à angle droit, dans lequel l'eau s'engage et accuse, par sa progression au dehors ou par sa marche en arrière, une augmentation de volume du contenu du bocal ou une diminution. Abstraction faite des variations lentes, causées par les modifications de la température, toute variation rapide de volume indique un changement de volume de la vessie natatoire du Poisson. Dans ces conditions, toutes les fois que le Poisson s'élève, son volume augmente ; toutes les fois qu'il s'abaisse, son volume diminue.

« Ainsi, à chaque moment de l'expérience, la place de l'index correspond à la hauteur du Poisson, et j'insiste sur ce point que jamais l'observation ne révèle au début d'une ascension ou d'une descente, un mouvement de l'index plus rapide et anticipant sur le mouvement qui se produit et qui suit régulièrement toutes les positions du Poisson estimées sur la verticale ; pareillement, quand le Poisson s'arrête dans cette course pour rester dans un plan horizontal, l'observateur ne constate aucune rétrogradation, mais toujours la cessation du mouvement de l'index ». Les déplacements de l'index étaient inscrits à l'aide de l'appareil de Marey.

Cette expérience a donné des résultats identiques pour les diverses espèces de Poissons étudiées et même pour les Trigles, qui possèdent des muscles très épais et très forts dans l'épaisseur des parois de leur vessie. Ces muscles sont d'ailleurs en rapport, ainsi que l'a démontré Moreau, avec un rôle phonateur très spécial.

Il résulte donc des recherches de Moreau, que la vessie natatoire ne subit que des variations de volume passives. Comme l'avait déjà indiqué Gouriet : « *Ce n'est point parce qu'il presse ou dilate sa vessie, que le Poisson descend ou monte, c'est plutôt parce qu'il descend ou monte que sa vessie se trouve pressée ou dilatée* ».

Si le mécanisme locomoteur, imaginé par Borelli, n'existe pas, cela ne veut pas dire que la vessie, organe élastique et compressible, ne puisse subir de légères variations de volume lorsque l'animal contracte brusquement les masses musculaires des parois du corps. Moreau constata en effet que, lorsque le Poisson donne de violents coups de queue ou est soumis à une excitation électrique, son volume diminue. Mais cette diminution de volume est faible et de courte durée. Ce sont là des variations passagères, fortuites, sans aucune signification fonctionnelle.

Expériences de Charbonnel-Salle.

Cependant ces derniers faits semèrent le doute dans quelques esprits, désireux de conclusions absolues. Pour dissiper cette incertitude et pour contrôler les résultats obtenus par Moreau, Charbonnel-Salle [18] entreprit à nouveau, en 1887, l'étude du rôle hydrostatique de la vessie natatoire, à l'aide de la méthode graphique. Grâce à ce procédé, appliqué d'une façon extrêmement ingénieuse, la vessie natatoire inscrivait elle-même les modifications

de son volume, dans leurs rapports avec les variations de la pression qui s'exerçait sur elle à chaque instant. On peut lire sur les tracés publiés par cet auteur comment se comporte cet organe lors de la locomotion.

« A travers les muscles et la peau, sans nulle lésion grave, on enfonce jusque dans la vessie un trocart d'une longueur telle, que son extrémité atteigne le centre de l'organe; le diamètre est celui du trocart explorateur des chirurgiens. On fixe l'instrument par deux points de suture, grâce à une petite plate-forme circulaire, dont il est muni, plate-forme appuyant sur la peau et percée de deux trous. Une enquête topographique a déterminé les lieux d'élection. Le poinçon du trocart enlevé, un tube de caoutchouc très mince et léger fait communiquer l'extrémité libre, élargie du trocart explorateur, avec un appareil construit d'après le type du sphygmoscope de MM. Chauveau et Marey, c'est-à-dire avec une ampoule de caoutchouc, très souple, contenue dans un manchon de verre hermétiquement clos; un ajutage latéral, muni d'une pince à pression, permet de distendre légèrement, à la fois la vessie natatoire et l'ampoule sphygmoscopique ainsi conjuguées, en même temps qu'un manomètre à eau mesure la pression, rétablie ainsi artificiellement dans la vessie ». Cette pression est la pression normale déterminée, au préalable, pour chaque sujet en expérience. Un tambour à levier, auquel est relié le manchon du sphygmoscope, inscrit sur un cylindre de Marey les variations de pression. D'autre part, « une ampoule élastique, munie d'une canule de verre, est fixée à la région dorsale de l'animal, en un point tel que la position du centre de gravité sur l'axe longitudinal ne soit pas modifiée; un contrepoids, à la région ventrale, permet de compenser l'allègement. Cette ampoule exploratrice des pressions hydrostatiques est comprimée quand l'animal descend, relâchée quand il monte; reliée à un appareil en tout semblable au précédent, elle fournit un tracé qui ne diffère du tracé de la vessie natatoire que par l'absence des actes musculaires, éléments surajoutés, dont elle est susceptible ».

Des Poissons, paralysés par le curare ou par la section de la moelle épinière, sont promenés en tous sens dans l'aquarium. Le tracé de la vessie natatoire et celui de l'ampoule sont rigoureusement superposables. La sensibilité de l'appareil est telle qu'un changement de niveau de 1 centimètre suffit pour que le levier de la vessie natatoire témoigne nettement d'une modification de la pression intérieure.

L'auteur fit porter ses recherches sur différentes espèces de Poissons physostomes ou physoclistes et, pour chacun, dans trois conditions différentes.

A. — *Le Poisson a un poids spécifique égal à celui de l'eau :* il se déplace à loisir, nage librement. Le tracé de la vessie est identique et parallèle à celui de l'ampoule hydrostatique.

B. — *Par un contrepoids insuffisant, le Poisson est rendu plus léger que l'eau.* Le Poisson passivement attiré à la surface fait des efforts pour gagner le fond. « Le parallélisme général des deux courbes est conservé, mais un élément se surajoute au tracé de la vessie natatoire : des coups de queue violents, véritables secousses des muscles latéraux, tordant le poisson sur son axe, retentissent sur la vessie et en hérissent le graphique. La pression intérieure augmente donc brusquement à chaque foulée caudale, puis retombe au moment où la nageoire, après avoir fouetté à droite, se recourbe à gauche en passant par l'axe du corps. Point de pression soutenue, précédant ou accompagnant le départ ; mais des efforts brefs et réitérés, après chacun desquels la pression retombe au zéro, si la pression hydrostatique, augmentée par l'immersion du Poisson, ne la maintient à un niveau plus élevé.

C. — *Par un contrepoids trop fort, le Poisson est rendu plu lourd que l'eau.* L'animal entraîné vers le fond cherche à s'élever par de violents coups de nageoire caudale. Les tracés sont parallèles dans leur ensemble, celui de la vessie présentant, comme dans le cas précédent, des accidents, mais dont la discordance est ici le caractère frappant : « au lieu de dilater sa vessie pour favoriser son ascension, le Poisson la comprime vivement, à chaque contraction, et l'effet produit est identique, qu'il tende vers la surface ou vers la profondeur ».

D'ailleurs, ces brusques variations de volume déterminent l'application au centre de gravité d'une force qui, dans aucun cas, n'atteint 0 gr. 50, et cette force si faible n'agit que pendant 5 à 6 centièmes de seconde, durée moyenne du raccourcissement de la fibre musculaire.

De l'ensemble des recherches de A. Moreau et de Charbonnel-Salle, il résulte donc que la vessie natatoire ne présente, en aucun cas, de modifications actives de volume, susceptibles de produire des changements de niveau du Poisson. Elle subit passivement les

variations de la pression extérieure. Ses parois étant — du moins chez les Poissons étudiés — dépourvues d'éléments contractiles, les alternatives de resserrement et de dilatation, sur lesquelles se fondait la théorie de Borelli, ne pourraient être produites que par l'action des muscles des parois latérales du corps. Les recherches de Charbonnel-Salle ont exactement précisé dans quelle mesure ces derniers pouvaient intervenir : ils ne produisent que des diminutions de volumes infimes et très brèves, simple retentissement sur le réservoir gazeux des secousses musculaires, *n'ayant en aucun cas la signification d'un mécanisme régulateur de la locomotion.*

Cependant, A. Jæger [50] en 1903 n'admit pas cette pure passivité de la vessie natatoire et s'efforça de démontrer qu'elle était le siège de variations actives. A. Jæger se demande tout d'abord « *quel service* la vessie natatoire peut rendre au Poisson, dans la montée ou la descente » ou lorsqu'il s'arrête, au cours de ses déplacements, pour séjourner à un niveau supérieur. « En ce qui concerne ce dernier cas, dit-il, il est clair qu'un Poisson, qui est en train de monter et qui veut interrompre subitement ce mouvement, *doit diminuer momentanément sa vessie,* pour lui rendre le volume qu'elle possédait auparavant. Sinon, il continuerait à s'élever de lui-même. Il est évident que, pour produire une si rapide variation de volume, les organes sécréteurs ou absorbants de la vessie ne peuvent être mis en cause, car leur fonctionnement est relativement beaucoup trop lent. Au contraire, *le Poisson peut par contraction musculaire comprimer sa vessie ou la dilater par relâchement.* S'il veut séjourner à un niveau plus élevé, c'est là pour lui la seule possibilité d'échapper à la suite de l'ascension, tandis que, si, après la montée, il veut brusquement descendre au fond, il a encore à son service la force de ses nageoires. Dans la suite, la vessie s'adapte à la nouvelle hauteur choisie, par une absorption ou une sécrétion d'oxygène ; mais il faut toujours au commencement une action musculaire ». A. Jæger paraît limiter cette intervention musculaire au cas où le Poisson s'arrête au cours de son ascension ; mais c'est la théorie de Borelli tout entière, qu'il réédite lorsqu'il affirme « que des Cyprins montent ou descendent tout à fait perpendiculairement sans mouvement *appréciable* des nageoires, fait qui n'est explicable que par une régulation musculaire ».

Il est vrai que les considérations théoriques, émises par A. Jæger

sont contraires aux faits expérimentaux découverts par A. MOREAU et CHARBONNEL-SALLE, mais cet auteur entreprend la critique de leurs recherches. En ce qui concerne les expériences de CHARBONNEL-SALLE, A. JÆGER ne paraît en avoir eu connaissance que par la note que cet auteur publia dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (1887) (ce travail est le seul indiqué par JÆGER dans son Index bibliographique) et non par le mémoire détaillé, paru la même année dans les *Annales des Sciences naturelles*. « Les expériences de CHARBONNEL-SALLE, sont, nous dit A. JÆGER, beaucoup trop compliquées ; elles entravent beaucoup trop les mouvements volontaires du Poisson pour que leurs résultats puissent avoir la valeur d'une démonstration irréfutable ».

Après cette critique superficielle des recherches, pourtant si précises, de CHARBONNEL-SALLE, A. JÆGER entreprend de faire le procès de celles de A. MOREAU : « Si MOREAU, dit-il, voulait démontrer que seule la pression extérieure, qui pèse sur le Poisson, régit le volume de sa vessie, il devait établir qu'il existe un rapport mathématique entre cette pression et le volume de la vessie . . . . . , il montre seulement que, par suite d'un changement de hauteur, la vessie se dilate ou se resserre. Quelle est la part d'activité du Poisson ? C'est ce que l'expérience ne peut révéler ». En ce qui concerne la première expérience de MOREAU (Expérience A) : « le Poisson, dit-il, ne pouvait se mouvoir librement, mais il montait ou descendait, suivant le sens de la variation de la pression atmosphérique. Que le Poisson sous une pression constante ne change pas de niveau, cela n'a rien d'étonnant, si l'on prend en considération l'appareil qui lui est imposé et qui le met dans une situation toute artificielle et anormale. D'ailleurs il faudrait toujours savoir *si le Poisson a cherché* à changer de niveau ».

A. JÆGER a, d'ailleurs, lui aussi, cherché la solution expérimentale du problème : « Pour montrer que les Poissons peuvent modifier leur volume par action musculaire, j'endormis des Poissons (*lesquels* ?) dans l'éther et observai comment ils se comportaient pendant le réveil et le sommeil ». Si on prend soin de débarrasser le Poisson des bulles d'air qu'il peut conserver dans sa gueule, on constate que Poissons à vessie simple ou à vessie double tombent au fond et restent couchés sur le flanc ou sur le dos. « *En se réveillant, ces Poissons, tels que la Perche, se retournaient peu à peu dans leur position normale, le dos en haut, sans faire le plus*

petit mouvement de nageoires. La seule explication est que, pendant la narcose, une contraction réflexe de la vessie s'était produite et que le poids spécifique, par suite la position d'équilibre avaient été troublés. Placés sous la pression de l'eau, ces Poissons devaient tomber au fond ».

Employant un dispositif analogue à celui dont se servit MOREAU pour sa deuxième expérience, A. JÆGER place une Perche endormie par l'éther dans un vase clos, muni d'un tube fin à l'intérieur duquel l'eau s'élève à un certain niveau. « Lorsque le Poisson revint à lui et se retourna peu à peu, le ménisque monta dans le tube, signe que la Perche augmentait bien son volume ; ce qui n'était possible que par un agrandissement de sa vessie, seule partie compressible de son corps. Il est donc irréfutable, que les Poissons peuvent faire varier le volume de leur vessie, par une action musculaire ».

Le désaccord entre les résultats des recherches de A. MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE d'une part, et ceux des expériences de A. JÆGER d'autre part, m'a engagé à rechercher quelle était la valeur des critiques formulées par ce dernier auteur contre les investigations de ses prédécesseurs et à reprendre avec précision les expériences sur lesquelles il appuie ses conclusions.

Avant d'entreprendre l'exposé de mes expériences, il est nécessaire d'envisager, au point de vue théorique, quel est le rôle que jouerait la vessie natatoire dans la locomotion du Poisson, d'après les résultats annoncés par MOREAU et par CHARBONNEL-SALLE.

Considérons un Poisson privé de vessie natatoire : ses tissus étant plus lourds que l'eau, en quelque niveau qu'il se trouve, son poids spécifique est supérieur à celui du milieu ; il ne peut se déplacer ou se soutenir à un certain niveau qu'à l'aide de mouvements incessants de ses nageoires. Chaque fois que ceux-ci cessent, il tombe et ne peut trouver une position d'équilibre que sur le fond.

Soit au contraire un Poisson pourvu d'une vessie natatoire et envisageons ce qui se passe lorsqu'il se déplace au sein de l'eau qui possède, à tous les niveaux, la même densité. Supposons, pour prendre un cas simple, qu'il s'agisse d'un Poisson mort ou paralysé par le curare ou la section de la moelle. Ce Poisson pèse un certain poids invariable, qui est égal au poids d'une masse d'eau occupant un certain volume V. Si la distension de la vessie est telle, que, placé à la surface, ce Poisson ait un volume supérieur à V, le Poisson flotte. Enfonçons-le progressivement. La pression extérieure

qui s'exerce sur sa vessie s'accroît de la quantité mesurée par la hauteur de la colonne d'eau parcourue : le volume de la vessie diminue progressivement et tend à donner au Poisson tout entier le volume V. Pour un certain niveau, le Poisson possède ce volume, c'est-à-dire a exactement la même densité que l'eau : il est en équilibre. C'est ce niveau que MOREAU a appelé *le plan des moindres efforts*. Ce niveau est variable pour chaque Poisson ; il dépend de deux facteurs : la masse du corps de l'animal et le volume de sa vessie, mesuré sous la pression atmosphérique.

Supposons que ce plan d'équilibre se trouve à la profondeur de 10 mètres. Le Poisson est soumis à une pression extérieure égale à la pression atmosphérique qui s'exerce à la surface de l'eau, plus une colonne d'eau de 10 mètres, dont le poids est sensiblement égal à la pression d'une atmosphère. Sous cette pression de deux atmosphères, la vessie natatoire a un certain volume V.

Amenons le Poisson à la surface ; sa vessie occupe un nouveau volume V′ sous une pression égale à une atmosphère

$$V' = V. \frac{2}{1} = 2\ V.$$

Si l'extensibilité de la vessie était infinie et régulièrement proportionnelle à la variation de pression, la vessie aurait donc un volume double du volume primitif. Inversement, si un Poisson passe de la surface à 10 mètres de profondeur, le volume de sa vessie se réduit de moitié.

Mais les variations de volume n'ont plus les mêmes valeurs si l'on considère un Poisson qui s'élève ou s'abaisse par rapport à un certain niveau (A. MOREAU).

Soit en effet un Poisson, situé à 100 mètres de profondeur : il supporte 10 fois 10 mètres d'eau, plus la pression atmosphérique, c'est-à-dire une pression de 11 atmosphères. Sa vessie a un certain volume V. Supprimons 100 mètres d'eau. Le volume V′ devient

$$V' = V \times \frac{11}{11 - 10} = 11\ V.$$

Ajoutons 100 mètres d'eau ; le volume V″ devient

$$V'' = V \times \frac{11}{11 + 10} = \frac{11}{21}\ V$$

Ainsi, tandis que dans le premier cas, le volume de la vessie est devenu 11 fois plus grand, il ne devient dans le second que la moitié du volume primitif.

Chaque fois qu'un Poisson situé dans son plan d'équilibre se trouve déplacé par une impulsion initiale, de part ou d'autre de ce plan, son volume devient plus petit ou plus grand que celui qu'il possédait, c'est-à-dire que son poids devient plus lourd ou plus léger. Mais, comme l'eau possède à tous les niveaux la même densité, la différence entre cette densité et celle du Poisson augmentant de plus en plus, la force appliquée au centre de poussée s'accroît de même et le Poisson s'abaisse ou s'élève d'un mouvement uniformément accéléré.

Considérons maintenant un Poisson vivant, en équilibre dans le plan des moindres efforts. S'il s'écarte un tant soit peu de ce plan par un coup de nageoire, il continuera à monter ou à descendre de lui-même. Mais cette facilité peut devenir un danger. Arrivé à un certain niveau, le Poisson s'efforcera de regagner, par de vigoureux mouvements de ses nageoires, son plan d'équilibre; mais il peut être entraîné à un niveau tel que les efforts de ses appendices locomoteurs ne puissent plus triompher de la poussée qui tend à l'écarter de plus en plus de son plan d'équilibre, et il doit subir passivement le mouvement commencé. Le danger est moins grand, ainsi que l'indique le calcul, lorsque le Poisson s'abaisse que lorsqu'il s'élève. On sait que les Poissons pêchés à de grandes profondeurs arrivent à la surface avec une vessie extrêmement distendue: s'ils se décrochent au moment où ils arrivent à la surface ou un peu avant, ils restent à la surface, flottant le ventre en l'air, ou continuent à monter jusqu'à ce qu'ils l'aient atteinte (A. Moreau).

Il résulte de ces considérations théoriques que si la vessie ne subit que des variations passives de volume: 1° elle donne au Poisson, à un certain niveau, une densité égale à celle de l'eau; 2° elle facilite l'ascension ou la descente lorsque par une impulsion primitive le Poisson s'est écarté de ce plan d'équilibre. Par contre, si les mouvements de l'animal de part et d'autre de ce plan dépassent une certaine amplitude maxima, il ne peut réagir et il est entraîné passivement dans le sens du mouvement commencé.

Revenons maintenant aux recherches expérimentales de A. Jæger.

I. — *Dans une première série d'expériences,* Jæger *endormait des Poissons par l'éther et constatait que, plongés dans l'eau, ils tombaient tous au fond.* Ce phénomène, qui indique une diminution

de volume de la vessie, pourrait être dû, soit à une résorption des gaz vésicaux (phénomène normal, ainsi que nous le verrons plus loin) favorisée par les modifications circulatoires dues à l'anesthésique, soit à une contraction musculaire. Pour JÆGER il ne pourrait s'agir que de ce dernier mécanisme.

J'ai répété les expériences de cet auteur ; malheureusement, dans la relation de ses recherches, il n'indique ni sur quels Poissons il opérait, ni comment il les endormait, ni aucune autre condition.

Les Poissons que j'ai endormis étaient plongés dans un bocal renfermant de l'eau éthérée ou chloroformée : pour la préparer, je faisais barbotter dans cette eau un courant d'air chargé de vapeurs anesthésiques. Au bout d'un temps variable, le Poisson cessait progressivement de mouvoir ses nageoires, en même temps que les mouvements respiratoires devenaient faibles, mais réguliers. Le Poisson était alors transporté dans une haute cuve contenant de l'eau à la même température. Je me suis toujours assuré avec soin qu'il n'y avait pas de bulle d'air dans le pharynx ou sous les opercules.

Expérience 1. — 21 mars. — Une Ablette (*Alburnus lucidus* HECK.), vivant depuis plusieurs jours dans un aquarium où l'eau s'élève à 35 centimètres, est endormie dans l'eau chloroformée. Anesthésie complète au bout de 15 minutes. Transporté dans l'eau pure, le Poisson flotte à la surface.

Il est alors enfoncé lentement jusqu'à une profondeur de 10 centimètres : abandonné à lui-même, il remonte à la surface avec une vitesse croissante. Enfoncé à 15 centimètres, il continue à descendre pour rester couché sur le fond. Par tâtonnements, on constate qu'amené à 13 centimètres de profondeur, il reste suspendu dans ce plan, qui est son plan d'équilibre. L'expérience est répétée plusieurs fois avec le même résultat. Au bout de 20 minutes le Poisson se réveille et fait quelques mouvements de nageoires.

Expérience 2. — 30 mars. — Un petit Gardon (*Leuciscus rutilus* LIN.) est endormi dans l'eau chloroformée. Porté dans l'eau pure, il flotte à la surface : enfoncé jusqu'à 24 centimètres de profondeur, il remonte toujours à la surface ; enfoncé à 26 centimètres, il continue à descendre jusqu'au fond où il reste couché sur le flanc. Le plan d'équilibre est à 25 centimètres. Au bout de 15 minutes, il se réveille.

Expérience 3. — 23 mars. — Une Ablette (*Alburnus lucidus* Heck.) est endormie dans l'eau chloroformée. L'anesthésie est complète au bout de 15 minutes. Déposé avec précaution dans l'eau pure, le Poisson flotte à la surface, le ventre en l'air. Enfoncé à 10 centimètres de profondeur, il remonte à la surface ; amené à 15 centimètres, il continue à descendre jusqu'au fond. A 13 centimètres, il reste immobile sans descendre, ni monter. Le Poisson ne se réveilla pas. Au bout d'une demi-heure, le cœur ne battait plus.

Expérience 4. — 23 mars. — Un Cyprin doré (*Carassius auratus* Lin.) est endormi dans l'eau chloroformée. Au bout d'un quart d'heure, l'anesthésie étant complète, il est transporté dans l'eau pure. Amené au fond du bocal, c'est-à-dire à une profondeur de 40 centimètres, il remonte toujours à la surface. Son plan d'équilibre est donc situé plus profondément. Il est 11 h. 45. A 12 heures le Poisson est toujours endormi, les mouvements des ouïes sont normaux. Enfoncé à 28 cent. de profondeur, il remonte à la surface; amené à 29 cent. il gagne le fond. Il a donc maintenant un plan d'équilibre situé à 28 cent. 5 de profondeur. A 12 h. 5, très légers mouvements isolés des nageoires. A 12 h. 10, enfoncé à 20 cent., il remonte à la surface ; à 22, il descend. Le plan d'équilibre est à 21. Puis ce plan se trouve à 17 cent. de profondeur, puis à 12 cent. A ce moment (12 h. 15), le Poisson se met à nager : il est réveillé.

Expérience 5. — 28 mars. — Un Goujon (*Gobio fluviatilis* Flem.), qui depuis plusieurs jours vivait dans l'aquarium reposant sur le fond, est endormi dans l'eau chloroformée. Transporté dans l'eau pure, il tombe toujours au fond le ventre en l'air quel que soit le niveau auquel on l'abandonne. Au moment du réveil, légers mouvements des nageoires pectorales, puis brusque foulée de la nageoire caudale qui le remet en situation normale.

Expérience 6. — Une Perche (*Perca fluviatilis* Rond.) endormie dans l'eau chloroformée et mise dans l'eau pure flotte à la surface, le ventre en l'air. Enfoncée à 6 centimètres, elle remonte ; amenée à 8 cent. elle continue à descendre et gagne le fond, où elle reste couchée sur le flanc.

Dans une autre série d'expériences faites avec de l'eau éthérée, les résultats ont été identiques. Il en résulte que, mort ou endormi, le Poisson se trouve en équilibre dans un certain plan ; amené au-dessus

ou au-dessous de ce plan, il continue à s'en éloigner avec une vitesse croissante. Mais le niveau du plan d'équilibre est variable suivant les Poissons et suivant les individus. D'une façon générale les Poissons de surface (Ablette, Gardon), ont un plan d'équilibre profondément situé. Au contraire, les Poissons de fond, tels que les Goujons, ont un plan d'équilibre très proche de la surface.

Ces résultats sont donc en contradiction avec ceux annoncés par Jæger. Cependant, s'il a expérimenté surtout sur des Poissons de fond, ou s'il n'a pas pris soin de déposer avec précaution les Poissons anesthésiés à la surface, il a pu leur faire franchir d'emblée leur plan d'équilibre et, se trouvant au-dessous, ils ont dû continuer à descendre et demeurer au fond. Ainsi s'expliquerait son erreur.

II. — A l'appui de la soi-disant « *contraction réflexe de la vessie pendant la narcose* », Jæger allègue l'augmentation de volume qu'il aurait observée au réveil et qu'il interprète comme la cessation de cette contraction. Ici encore, l'auteur ne nous donne aucun renseignement sur les conditions de ses expériences. Au lieu d'indiquer les animaux sur lesquels il a opéré, il en cite un seul, avec une sorte de restriction : « En se réveillant, ces Poissons, *tels que la Perche*, se retournaient peu à peu dans leur position normale, le dos en haut, sans faire le plus petit mouvement de nageoires ». Comme je n'ai jamais observé ce phénomène, que j'ai toujours vu le réveil s'annoncer par des mouvements isolés et non coordonnés des nageoires pectorales, puis le Poisson se retourner par de violents coups de queue et n'y arriver parfois qu'après plusieurs essais infructueux, je me demande de quelle manière Jæger a opéré. Même silence en ce qui concerne la durée des expériences, le temps que met le Poisson à se réveiller, la façon dont il a été endormi.

Quoiqu'il en soit, j'ai entrepris de refaire ces expériences le plus minutieusement possible et je me suis convaincu que l'anesthésie créait des conditions anormales complexes, dont l'analyse est des plus délicates. Je rapporterai d'abord ces expériences et je discuterai ensuite l'interprétation qu'on en peut donner.

Les Poissons sont endormis dans l'eau éthérée (eau dans laquelle on a fait barbotter un courant d'air chargé de vapeurs d'éther) puis placés dans un bocal hermétiquement clos et rempli d'eau. Un tube fin horizontal, courbé à angle droit, traverse le bouchon. A l'intérieur de ce tube, se déplace le ménisque qui indiquera les variations de

volume du système. Un tube à entonnoir muni d'un robinet sert à amener le ménisque à un niveau convenable et permet d'expurger les dernières bulles d'air que l'appareil pourrait renfermer. Le ménisque se déplace devant une règle graduée en centimètres.

Expérience 7. — 18 avril. Une Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.) est enfermée dans le récipient clos. Le ménisque est à la division 10 de la règle graduée. Au bout de quelques minutes, le Poisson commence à remuer les nageoires, puis se retourne d'un violent coup de queue. Le ménisque est à 9. Le Poisson commence à nager : en cinq minutes le niveau recule jusqu'à la division 5, 5.

A ce moment le ménisque revient brusquement à 6 et quelques secondes après le Poisson expulse une bulle d'air.

Il continue à expulser ainsi une série de bulles et, chaque fois, cette expulsion est annoncée par un brusque mouvement en avant du ménisque. Celui-ci arrive ainsi à la division 12 et reste fixe pendant 15 minutes entre 11, 8 et 12, 3. Le Poisson expulse encore quelques bulles et le niveau atteint 14. L'expérience dure alors depuis une heure.

Expérience 8. — Une Tanche, mise dans un récipient, flotte, en position oblique, la tête en haut. On note les niveaux du ménisque de minute en minute.

	Division de la règle graduée.	
3 heures, 8	9	
3 » 9	9,1	
3 » 10	9.	
3 » 11	8,9	
3 » 12	8,8	légers mouvements de queue.
3 » 13	8,75	
3 » 14	8,7	
3 » 15	8,7	
3 » 16	8,65	mouvements plus marqués.
3 » 17	8,6	
3 » 18	8,6	
3 » 19	8,6	
3 » 20	8,6	Le Poisson, toujours vertical, tend à
3 » 21	8,65	s'engager dans le goulot du flacon.
3 » 22	8,7	

Le niveau du ménisque est ramené à 9, en même temps que le Poisson est repoussé hors du goulot.

3 heures,		29	9	Le Poisson nage.
3	»	30	8,5	
3	»	31	8,1	
3	»	32	7,5	
3	»	33	7	
3	»	34	6,5	
3	»	35	6,2	
3	»	36	5,9	
3	»	37	5,9	
3	»	38	6,3	
3	»	39	6,6	
3	»	40	6,75	
3	»	41	6,8	
3	»	42	6,8	
3	»	43	6,5	
3	»	44	6,3	
3	»	45	6,2	
3	»	46	6,4	
3	»	47	6,7	
3	»	48	6,8	
3	»	49	7	
3	»	50	7	
3	»	51	7,1	
3	»	52	7,1	
3	»	53	7,2	
3	»	54	8	(Le Poisson expulse une bulle d'air).
3	»	55	8,1	
3	»	56	8,2	
3	»	57	8,5	
3	»	58	9,5	(expulsion d'une bulle d'air).
3	»	59	9,45	
4 heures,			11,	(expulsion de bulles d'air).
4	»	1	10,5	
4	»	2	10,7	
4	»	3	11,2	
4	»	4	11,5	
4	»	5	11,6	

4 heures,	6	11,65	
4 »	7	11,9	

L'expérience est arrêtée.

Expérience 9. — Un Gardon (*Leuciscus rutilus* Lin.) flotte endormi à la surface du bocal.

5 heures,	29	9,5	
5 »	30	9,55	
5 »	31	9,6	Le Poisson se retourne et commence à nager.
5 »	32	9,5	
5 »	33	9,45	Le Poisson, après s'être redressé, retombe sur le flanc.
5 »	34	9,4	
5 »	35	9,1	Le Poisson se redresse et nage en situation normale.
5 »	36	8,7	
5 »	37	8,4 — 9	Expulsion d'une bulle d'air.
5 »	38	9 — 10	Expulsion d'une bulle d'air.
5 »	39	9,9	
5 »	40	9,6	
5 »	41	9,6	
5 »	42	9,6	
5 »	43	9,9	
5 »	44	10,4	
5 »	45	10,6	
5 »	46	11,2	
5 »	47	11,5	
5 »	48	11,7	
5 »	49	12,	
5 »	50	12,1	

Lorsqu'il expulse de l'air, le Poisson manifeste une violente agitation.

Expérience 10. — Une Perche (*Perca fluviatilis* Rond.) est transportée à 4 h. 35 dans le récipient. Son plan d'équilibre, déterminé au préalable, est très voisin de la surface. On le lui fait franchir et elle gagne le fond, sur lequel elle reste couchée sur le flanc. Le ménisque est à la division 8.

A 4 h. 45, légers mouvements des nageoires pectorales ; puis, peu

après, des mouvements plus brusques la détachent du fond et l'animal s'élève de 1 centimètre, en même temps qu'il se retourne. A ce moment, le niveau qui était à 8, passe à 8,5 et y demeure. Puis l'animal se met à nager et le niveau suit alors fidèlement les variations de volume consécutives.

Le tube dans lequel l'index se déplaçait avait 0^{mm}, 755 de diamètre intérieur. Le 1/2 centimètre de déplacement en longueur de l'index correspond, dans ces conditions, à une augmentation de volume de 2^{mc3}, 236.

Le simple déplacement de l'animal était capable de produire, en supposant la vessie parfaitement extensible, une augmentation de volume de 28^{mm3}, ce qui correspond à une course de l'index mesurée par 6 cent. 2 de longueur.

Je ne relaterai, parmi les très nombreuses expériences que j'ai faites avec le même résultat, que ces trois expériences qui se rapportent à trois Poissons différents.

En ce qui concerne la Perche, il y a eu, au réveil, une augmentation de volume insignifiante, qui est expliquée largement par l'élévation du Poisson au moment de son réveil.

Les expériences faites sur la Tanche et le Gardon montrent :

1° Que le Poisson au moment où il se réveille, fait quelques mouvements de nageoires, puis se retourne par une brusque foulée caudale.

2° Que, au moment où il se réveille, son volume diminue assez rapidement.

3° Que cette diminution est suivie de l'expulsion de bulles d'air dont la détente fait remonter le niveau de l'index.

4° Que pendant un long temps après, le volume continue à augmenter lentement.

En ce qui concerne la diminution de volume observée, ce fait est à rapprocher de ce qui est relaté dans l'expérience 4, où un Cyprin doré devient de plus en plus lourd et se trouve en équilibre dans un plan de plus en plus proche de la surface, à mesure qu'il se réveille. Ce phénomène me paraît être en rapport avec la récupération de la tonicité musculaire des parois du corps, diminuée pendant l'anesthésie.

D'autre part, l'expulsion de nombreuses bulles de gaz témoigne que la pression a augmenté à l'intérieur de la vessie. Ce gaz ne vient

pas en effet de l'intestin et n'existe pas avant le réveil dans le pharynx du Poisson, ainsi que je m'en suis assuré. Il est donc expulsé par le canal pneumatique. Sitôt qu'il arrive dans le pharynx, il n'est plus soumis à la forte pression qui règne dans la vessie et se détend, faisant brusquement se déplacer en avant le ménisque. Mais d'ou vient ce gaz? On sait qu'il s'établit un échange incessant entre les vaisseaux qui irriguent la vessie natatoire et le contenu gazeux de cet organe. Ces échanges sont réglés surtout par les modifications du système vasculaire. Or, dans le sang se trouve dissous de l'éther sous une assez forte tension, et, comme ce gaz produit une vaso-dilatation intense, il est logique de penser qu'une partie est déversée dans le réservoir vésical. La pression va donc croître à l'intérieur de la vessie.

Chez un Poisson normal, lorsque le contenu gazeux de la vessie augmente ainsi de tension, une partie du gaz est expulsée par le canal pneumatique, qui joue le rôle de soupape de sûreté. Mais, ainsi que je le montrerai plus loin, le mécanisme d'ouverture de ce canal est supprimé pendant l'anesthésie, et réapparaît au réveil. Ces considérations permettent de comprendre pourquoi c'est seulement en se réveillant, et même un peu après, que le Poisson peut expulser le trop plein de sa vessie.

Quant à la lente augmentation de volume qui suit, elle me paraît ne traduire que la continuation du phénomène de diffusion de l'éther dissous dans le sang, à l'intérieur de la vessie aérienne.

On voit combien des expériences, faites dans ces conditions, sont d'interprétation difficile. Non seulement elles permettent d'infirmer l'augmentation de volume subite que Jæger aurait observée au réveil; mais elles ne laissent nullement expliquer les phénomènes qu'elles présentent, par des actions musculaires quelconques.

D'ailleurs, l'augmentation de volume que Jæger aurait observée sur la Perche, ne suppose pas, comme unique interprétation possible, l'existence d'une décontraction musculaire. Mais cet auteur était naturellement porté à invoquer une action musculaire, puisque, reproduisant après tant d'autres une erreur ancienne, il admet l'existence de fibres contractiles dans la vessie des Cyprins et décrit à cet organe des bandes musculaires et un muscle d'occlusion.

Ni les expériences de Jæger, ni ses critiques des expériences de Moreau et Charbonnel-Salle, critiques sur le caractère superficiel desquelles il est inutile d'insister, ne permettent de rejeter les

conclusions de ces deux auteurs, pour restaurer, ainsi que le voudrait JÆGER, la théorie de BORELLI.

Les résultats expérimentaux de MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE demeurent intacts et mes recherches ne font que corroborer les conclusions qui se dégagent de leurs travaux. Il me paraît donc établi, d'une façon certaine, que le rôle de la vessie natatoire est tel que l'a défini A. MOREAU :

1° De donner au Poisson la densité de l'eau, à un certain niveau où se trouve son plan d'équilibre.

2° De faciliter, dans une certaine mesure, par les variations passives de son volume, les déplacements en hauteur du Poisson.

CHAPITRE IV

LES DÉPLACEMENTS DU PLAN D'ÉQUILIBRE DU POISSON

Nous avons vu que la vessie natatoire crée, pour le Poisson, un danger surtout grave lorsqu'il s'élève au-dessus de son plan d'équilibre. Les Physostomes peuvent remédier à la distension croissante de leur vessie en expulsant de l'air par leur canal pneumatique. Mais les Physoclistes subissent une augmentation de volume continue : leur vessie énormément distendue fait hernie par la bouche et peut même éclater.

« L'endroit, écrivait le maître pilote Etienne Guillou à M. Armand Moreau, où vous avez pêché les Tacauds (*Gadus barbatus*) varie de 4 à 7 brasses de profondeur : par ces fonds, quand on pêche un Tacaud, si on le rejette à la mer, il a de la peine à retourner au fond par la dilatation de sa vessie ; mais si on le pêche à 25 ou 30 brasses, il est impossible qu'il puisse s'enfoncer, il reste et meurt sur l'eau, où il est dévoré par les Goëlands. Souvent les Poissons se décrochent à moitié chemin ; ils ont alors le même sort entraînés à la surface par la dilatation de la vessie ».

Le Poisson, pourvu d'une vessie close, ne peut donc effectuer de part et d'autre de son plan d'équilibre que des mouvements d'une amplitude limitée par la force de ses nageoires. Mais s'il en est ainsi lors des variations brusques de niveau, en est-il de même lors des variations lentes ?

On sait actuellement que le Poisson peut s'adapter à des niveaux variés, en modifiant la quantité de gaz contenue dans sa vessie : il peut ainsi prendre la densité de l'eau à tous les niveaux et s'y mettre en équilibre.

Les recherches de A. Moreau [62], puis celles de S. Baglioni [2] ont mis hors de doute l'existence de ces variations actives, mais lentes, du volume de la vessie natatoire. Lorsque le Poisson gagne un niveau supérieur ou inférieur à son niveau primitif, il en résulte, par suite des changements passifs de son volume, une diminution ou une augmentation de sa densité. L'animal réagit

contre cette variation de son poids spécifique en diminuant ou en augmentant la masse gazeuse contenue dans sa vessie. Les modifications de la densité du Poisson ont été obtenues expérimentalement par divers procédés.

A. — A. Moreau faisait vivre un Poisson dans un niveau inférieur ou supérieur au niveau primitif.

1° Une Vieille (*Labrus maculatus* Bloch), vivant depuis plusieurs jours à la surface est soumise dans un panier submergé, à l'influence d'une pression de 7 à 8 mètres d'eau, pendant 4 jours. Le volume de l'animal mesuré sous la même pression, avant et après son enfoncement, a subi une augmentation de 8 cent. cubes, 5.

2° Le Poisson est alors placé dans un bassin de moins de 1 mètre de profondeur. Par suite de l'augmentation de volume de sa vessie, il flotte à la surface. Au bout de 5 à 6 heures, il a déjà subi une réduction de volume de 3 cc., 84 ; 24 heures plus tard, seconde diminution de 2 cc.,56 ; un jour après, nouvelle diminution de 1 cc.,44. Au bout de trois jours, le Poisson a subi une diminution totale de volume égale à 8 cent. c. : il est alors revenu à son état primitif et nage librement à la surface de l'eau.

M. le professeur Ch. Richet a fait à ce sujet des observations analogues qu'il a bien voulu me communiquer. Il a vu que des Serrans, pêchés à une profondeur de 25 mètres environ, arrivaient à la surface avec une vessie très distendue. Au bout de quelques heures, cette distension avait progressivement diminué. A l'ouverture du corps, la vessie paraissait être le siège d'une congestion intense.

S. Baglioni rapporte une observation semblable. Un *Serranus cabrilla* Lin., pêché à 40 mètres de profondeur, fut placé dans l'eau d'un aquarium. Il flottait, le ventre en l'air, très distendu. De temps en temps, il faisait de vifs mouvements, pour tenter de gagner le fond. Il diminua peu à peu de volume. Le diamètre latéral maximum du corps du Poisson qui était de 30 m/m, devint au bout de 24 heures égal à 25 m/m, après 48 heures à 23 m/m,5. A ce moment le Poisson nageait facilement, en position normale.

B. — Dans ses expériences, S. Baglioni rendait le Poisson plus lourd ou plus léger en lui attachant un poids ou un flotteur de liège.

1° Un *Balistes capriscus* Gmel., qui nageait librement, est alourdi

par un poids de 20 grammes. Malgré les efforts de ses nageoires, il ne peut s'élever et retombe toujours au fond. Au bout de 24 heures, délivré de son lest, il est aussitôt entraîné à la surface, où il flotte, malgré les violents efforts qu'il fait pour gagner le fond. Il avait donc augmenté le volume de sa vessie, pour compenser l'augmentation artificielle de sa densité. Au bout de quelque temps cet excès de volume disparut et le Poisson reprit sa situation normale.

2° Il est alors attaché à un flotteur de liège. Le Poisson fait de violents, mais inutiles efforts pour gagner la profondeur. Au bout de 24 heures, il est débarrassé de son flotteur. Il tombe alors au fond de l'eau. Son volume avait donc diminué. Le diamètre latéral maximum qui avant l'expérience était de 28 $^{m}/_{m}$, 7 n'est plus alors que de 25 $^{m}/_{m}$, 2. Pour compenser l'allègement dû au flotteur, le Poisson avait subi une diminution de volume de sa vessie.

C. — S. Baglioni fit enfin varier la densité du Poisson en retirant du gaz de la vessie ou en injectant de l'oxygène, à l'intérieur de cet organe, à l'aide d'une seringue de Pravaz.

1° On retire de la vessie d'un *Balistes capriscus* Gmel., quelques centimètres cubes de gaz. Le Poisson tombe au fond et y demeure couché sur le flanc. Il fait de violents efforts pour regagner la surface, mais en vain. Au bout de 24 heures, il nage déjà en position normale ; après 48 heures, il a regagné son niveau primitif.

2° On injecte alors dans la vessie de ce Poisson 10 cent. c. d'oxygène. L'animal est entraîné passivement à la surface, malgré ses efforts pour gagner le fond. Le diamètre latéral maximum avant l'injection était de 23 $^{m}/_{m}$, 8 ; après l'injection il est égal à 27 $^{m}/_{m}$, 6. Au bout de 24 heures, le Poisson a repris une position normale. Le diamètre latéral maximum est alors égal à 24 $^{m}/_{m}$.

Ces trois séries d'expériences donnent des résultats d'une concordance remarquable. Toutes les fois que le Poisson a subi une variation de densité, cette variation est lentement compensée par une variation de la masse gazeuse renfermée dans sa vessie. Dans les expériences des séries A et C, le changement de densité était dû à des variations de volume de la vessie : c'est le cas du Poisson qui s'élève ou s'abaisse dans l'eau. Dans les expériences de la série B, le volume de la vessie ne subissait que de faibles variations (dues à l'enfoncement ou à la flottaison à la surface du Poisson) et les changements de densité étaient réalisés par l'augmentation ou la

diminution du poids du corps. C'est le cas d'un Poisson à jeun et qui avale une proie volumineuse.

En ce qui concerne les Physostomes, on sait que la diminution de volume de la vessie est obtenue par l'évacuation de gaz par le canal pneumatique. Ce canal ne peut être utilisé, ainsi que je le démontrerai plus loin, pour le phénomène inverse, c'est-à-dire la pénétration de l'air atmosphérique dans la vessie. De même que les Physoclistes, les Physostomes peuvent augmenter le volume de leur vessie, par un accroissement de la quantité de gaz qu'elle renferme.

Moreau plaçait une Tanche dans un bocal plein d'eau, sous la cloche de la machine pneumatique. Sous l'influence de la décompression, des bulles du gaz de la vessie s'échappaient, sorties par le canal pneumatique. Lorsque la presque totalité des gaz de la vessie est ainsi extraite, on laisse rentrer l'air dans la cloche. Sous le poids de la pression atmosphérique rétablie, le Poisson tombe lourdement au fond. On le transporte dans un bassin où l'eau est renouvelée incessamment. Un dispositif met le Poisson dans l'impossibilité de sortir sa tête hors de l'eau. « Au bout de quelques jours, et, pour certaines espèces, de quelques heures, le Poisson commence à nager plus librement ; je juge à ce signe que la vessie natatoire s'est remplie d'un air nouveau, air qui n'a pu être emprunté à l'atmosphère. »

Nous voyons que le Poisson n'est pas condamné à rester dans un certain niveau, de part et d'autre duquel il ne pourrait que légèrement s'écarter. Il peut changer le niveau pour lequel il est en équilibre, en modifiant lentement la quantité de gaz contenue dans sa vessie. Il reste à rechercher quels sont les organes capables de déverser ce gaz nouveau à l'intérieur de l'organe ou de résorber celui qui est en excès, à préciser aux dépens de quel élément gazeux se font ces modifications et par quel mécanisme. Mais il est nécessaire auparavant d'étudier quels sont les gaz que renferme normalement la vessie natatoire, quelle est leur origine et sous quelles influences ils peuvent varier.

CHAPITRE V.

LE CONTENU GAZEUX DE LA VESSIE NATATOIRE. — SON ORIGINE ET SES VARIATIONS.

En 1668, Needham [67] émit l'hypothèse que les gaz contenus dans la vessie étaient sécrétés en son intérieur par les vaisseaux qui irriguent l'organe. Mais bientôt, les naturalistes, frappés de l'existence du canal pneumatique, qu'ils considéraient comme homologue de la trachée-artère des Vertébrés aériens, pensèrent que ce canal permettait au Poisson de faire pénétrer de l'air atmosphérique dans sa vessie. Cette opinion, adoptée par Borelli, fut développée par Redi [80]. Une semblable origine du contenu gazeux de la vessie ne pouvait être admise, en ce qui concerne les Poissons physoclistes, chez lesquels le canal pneumatique est précocement transformé en un cordon fibreux. Aussi Delaroche [28], Fischer [35], et Perrault adoptèrent-ils une opinion analogue à celle de Needham.

On sait aujourd'hui que les gaz de la vessie proviennent des gaz du sang. Les uns (azote, gaz carbonique) y pénètrent par simple diffusion tandis que l'oxygène est sécrété par une glande spéciale.

Je démontrerai plus loin que le canal pneumatique, du moins chez les Cyprins, s'il permet la sortie de l'air intravésical, ne sert jamais à la pénétration de l'air atmosphérique à l'intérieur du sac gazeux. D'ailleurs, l'analyse chimique des gaz de la vessie montre que l'air intravésical n'a pas du tout la composition de l'air atmosphérique.

Priestley et Fourcroy [36] sont, je crois, les premiers auteurs qui aient cherché à établir la nature chimique des gaz contenus dans la vessie natatoire. En 1797, Brodbelt [15] signala la haute proportion d'oxygène qu'il avait rencontrée dans l'air de la vessie natatoire d'un grand Espadon. Mais ce sont surtout les recherches de Biot, Erman, Humboldt et Provençal, Delaroche, et Configliachi, qui nous ont donné sur la question les plus précieux renseignements. Tous ces auteurs sont d'accord pour reconnaître que les éléments gazeux renfermés dans la vessie sont précisément ceux de l'air atmosphérique : azote, oxygène et gaz carbonique. Mais

la proportion de chacun de ces gaz est bien différente de celle qui existe dans l'air atmosphérique et, d'autre part, varie considérablement suivant les Poissons étudiés.

Biot [6] constata que l'oxygène et l'azote sont les principaux éléments de l'air intravésical, tandis que le gaz carbonique ne s'y rencontre qu'en très faible proportion. La quantité d'oxygène est très variable. Tandis que chez quelques Congres, Biot trouvait de l'azote presque pur (0,5 % d'oxygène), chez d'autres individus de même espèce la proportion d'oxygène s'élevait à 78,9 et même 87,4 %. Chez les Trigles, on rencontre jusqu'à 91,9 %. Biot crut remarquer *un rapport entre la teneur en oxygène de l'air vésical et la profondeur à laquelle se trouvait l'animal.* Pour les Poissons pêchés à de petites profondeurs, la proportion d'oxygène est en moyenne de 27 centièmes, tandis qu'elle dépasse 70 centièmes pour les Poissons pêchés à de grandes profondeurs. La quantité d'oxygène augmenterait donc avec la profondeur.

Erman [34] signala aussi des différences dans la teneur en oxygène de la vessie, chez des Poissons de même espèce. C'est ainsi que chez le Brochet, la teneur en oxygène, qui fut parfois de 0,3 %, atteignait ordinairement 9 à 14 %, exceptionnellement 24 %. L'auteur ne put dégager aucun rapport entre ces variations et les conditions biologiques des Poissons.

Provençal et Humboldt [76] trouvèrent chez des Poissons d'eau douce (Anguille, Carpe) des proportions d'oxygène peu élevées, inférieures même parfois à celle de ce gaz dans l'air atmosphérique.

Configliachi [20], qui fit un nombre considérable d'analyses, remarqua, de même que Biot, la grande quantité d'oxygène qu'on rencontre dans la vessie des Poissons, pêchés à de grandes profondeurs. Il fut, en outre, conduit à penser que la proportion d'oxygène variait suivant les saisons, était plus élevée en automne qu'au printemps.

Delaroche [28] chercha à établir une nouvelle relation : la richesse des gaz de la vessie en oxygène serait plus considérable chez les Poissons de grande taille que chez les petits individus de même espèce.

Le rapport signalé par Biot entre la profondeur où se trouve le Poisson et la quantité d'oxygène contenue dans sa vessie natatoire est loin de se vérifier toujours. C'est ainsi que Richard

[86] put analyser, au cours de la campagne effectuée dans l'Atlantique par la *Princesse-Alice*, le contenu gazeux de la vessie de Poissons vivant à de grandes profondeurs. Un *Serranus cabrilla* Lin. pêché à 60 mètres offrait 80,7 % d'oxygène tandis qu'un *Simenchelys parasiticus* pêché à 1.074 mètres en renfermait 78,6 %.

Hüfner [48] trouva que des *Coregonus acronius* Rapp., pêchés au fond de la mer avaient leur vessie remplie de gaz azote presque pur. La divergence des résultats montre que les facteurs qui condition nent la quantité d'oxygène dans l'air vésical sont multiples.

En 1876, A. Moreau étudia expérimentalement les variations du contenu gazeux de la vessie natatoire. Il se proposa successivement de faire diminuer la quantité de gaz, puis de faire croître cette même quantité à l'intérieur de la vessie. Tout d'abord il fit remarquer que le gaz carbonique ne se rencontrait jamais qu'en très faible proportion et variait très peu, quelles que soient les conditions : son augmentation, même chez l'animal mort asphyxié, est insignifiante.

A. *Diminution de la quantité de gaz.* — Dans une première série d'expériences, Moreau soumit à l'asphyxie, dans une eau non aérée, des Perches, Poissons qui contiennent normalement 19 à 25 % d'oxygène dans leur vessie natatoire : dans ces conditions, presque tout l'oxygène disparut et la vessie renfermait, après la mort, plus de 95 % d'azote. Chez les Tanches et les Carpes, la mort se produit avant que l'oxygène, qui est ordinairement en quantité faible (10 %), n'ait été complètement épuisé. Dans ces expériences, la diminution de volume de la vessie est due à une diminution de la quantité d'oxygène qu'elle renfermait.

S. Baglioni [2] injecte dans la vessie d'un *Balistes capriscus* Gmel. 10 cent. cubes d'oxygène. Le diamètre latéral maximum passe de 23 $^{m}/_{m}$, 8 à 27 $^{m}/_{m}$ 6. Ainsi dilaté, le Poisson flotte à la surface de l'eau, couché sur le flanc. 24 heures plus tard, il a résorbé le gaz en excès et nage en position normale. Trois jours après, on retire avec une seringue 9 cent. cubes de gaz et on injecte 19 cent. cubes d'air atmosphérique. L'augmentation de volume est la même que précédemment, mais la résorption est infiniment plus lente. Le diamètre latéral maximum qui atteint après l'injection 27 $^{m}/_{m}$, mesure 25 $^{m}/_{m}$, 6 au bout de 24 heures et 25 $^{m}/_{m}$, 3 jours après. Le Poisson a résorbé l'oxygène contenu dans l'air (1/5 du volume total de l'air injecté), mais paraît incapable d'épuiser rapidement l'excès d'azote.

B. *Augmentation de la quantité de gaz.* — A. Moreau put établir que, toutes les fois que le contenu gazeux de la vessie augmentait, cet accroissement se faisait à peu près exclusivement aux dépens du gaz oxygène.

Des Perches dont le contenu gazeux renferme 19 à 25 % d'oxygène sont ponctionnées sous l'eau : une certaine quantité de gaz est ainsi retirée de la vessie. Au bout de 10 jours, on trouve une proportion d'oxygène de 40 à 65 %.

Une Vieille (*Labrus variegatus* Lin.) renferme dans sa vessie 19 % d'oxygène. Une certaine quantité de gaz est retirée par ponction : 24 heures après, la teneur en oxygène atteint 57 %. Une autre *Labrus* offrait dans les mêmes conditions 18 % avant et 85 % 24 heures après la ponction.

Des Grondins vivant dans un bassin peu profond ont 16 % d'oxygène dans leur vessie natatoire. Ils sont immergés dans un panier à 8 mètres de profondeur : 48 heures après leur vessie renferme 52 % d'oxygène.

Le phénomène est plus lent chez la Tanche : 8 Tanches vivent dans un même bassin ; 7 sont tuées et leur vessie renferme en moyenne 8 % d'oxygène. La 8e, soumise à l'action de la machine pneumatique expulse du gaz de sa vessie. Au bout de quelques jours, elle a reformé une quantité de gaz suffisante pour pouvoir nager facilement. A ce moment sa vessie renferme 60 % d'oxygène.

Il est inutile de multiplier ces exemples ; de l'ensemble des recherches de A. Moreau et de S. Baglioni, se dégage cette conclusion : toutes les fois que, sous une influence quelconque, la quantité de gaz contenue dans la vessie natatoire augmente ou diminue, cette augmentation ou cette diminution est réalisée par une augmentation ou une diminution de la quantité d'oxygène. C'est grâce à cette possibilité de résorption ou d'apport d'oxygène que le Poisson peut en quelques heures se mettre en équilibre dans un plan nouveau et rendre sa densité toujours égale à celle de l'eau.

Ces notions jettent une vive lumière sur les différences observées par les auteurs qui se sont occupés de doser les gaz dans l'air de la vessie natatoire. On comprend qu'un Poisson pêché à la surface contiendra peu d'oxygène dans sa vessie, tandis qu'un individu de même espèce capturé à une grande profondeur en renfermera beaucoup plus. Quant aux Poissons qui restent toujours au même niveau, par exemple sur le fond de la mer, l'oxygène renfermé dans leur vessie

est progressivement remplacé par de l'azote qui pénètre par simple diffusion. Ainsi s'expliquerait la haute proportion d'azote observée par HÜFNER sur des *Coregonus acronius* RAPP.

Sécrétion de gaz oxygène. — Deux faits sont surtout à retenir des recherches précédentes :

1° L'oxygène est le seul gaz qui puisse être rapidement déversé dans la vessie natatoire ou en être retiré rapidement ;

2° La proportion d'oxygène atteint souvent une valeur considérable, telle que 90 % dans certains cas.

Cet oxygène ne peut venir que du sang où il se trouve combiné avec l'hémoglobine ; mais la tension partielle de ce gaz, dans le sang, est toujours assez faible. D'après les considérations théoriques de A. JÆGER, il ne pourrait jamais régner dans le sang du Poisson une pression partielle de l'oxygène supérieure à 3 centim. de mercure.

La quantité d'oxygène, contenue dans la vessie natatoire, est presque toujours supérieure à celle de ce gaz dans le sang ; c'est dire qu'il ne peut être déversé dans l'intérieur de l'organe par un simple phénomène de diffusion gazeuse. L'épithélium qui tapisse la face interne de la vessie ne se comporte donc pas comme une membrane inerte ; il est vivant et peut de ce fait imprimer aux échanges un sens déterminé. En un mot, nous sommes en présence d'un phénomène physiologique, d'une *sécrétion* de gaz oxygène. Tous les auteurs s'accordent à voir dans les corps rouges et dans les glandes qui leur sont annexées les organes qui remplissent ce rôle sécréteur.

Ce phénomène de sécrétion gazeuse est particulièrement remarquable. On peut le rapprocher de l'opinion émise par C. BOHR et V. HENRIQUES [1], en ce qui concerne les échanges gazeux, qui se passent au niveau du poumon des Mammifères. Ces auteurs ont montré que la différence de tension des gaz respiratoires entre le sang et l'air est parfois de sens inverse de ce que voudrait la théorie de la nature physique des échanges. « En principe, déclare MORAT [60], on n'a rien à objecter à la supposition que des activités d'une nature inconnue puissent intervenir dans les phénomènes de l'échange des gaz pulmonaires, et que ces activités,

[1] C. BOHR et V. HENRIQUES ; Arch. de Phys., 1897, IX, p. 459, 590, 818.

localisées dans les cellules épithéliales du poumon, soient réglées comme beaucoup d'autres par les nerfs de cet organe. Tout le monde est d'accord pour admettre que le mécanisme de cet échange, dans une membrane qui se nourrit (et dont pour cette raison la composition change à chaque instant) n'est pas réductible aux lois ordinaires de l'osmose à travers les membranes mortes ».

Priefer [75], puis Mme Traube-Mengarini [100] ont cru pouvoir nier cette sécrétion spécifique, en faisant remarquer qu'un gaz quelconque tel que l'hydrogène, dissous dans l'eau où vit le Poisson, pouvait passer dans sa vessie natatoire. Les quantités d'hydrogène sont d'ailleurs très faibles ; les expériences prouvent seulement que les gaz tels que l'hydrogène, peuvent, de même que l'azote, pénétrer dans la vessie par simple diffusion.

Les conditions de la sécrétion d'oxygène ont été précisées par A. Moreau et plus récemment par C. Bohr [8].

A. Moreau sectionnait chez la Tanche les filets sympathiques qui se rendent à la vessie natatoire et cette intervention déterminait une augmentation de la quantité d'oxygène dans l'air vésical. Par contre, la section du rameau du nerf pneumogastrique n'était suivie d'aucun phénomène semblable.

C. Bohr expérimenta sur *Gadus callarias* Lin. 12 heures après la ponction de la vessie, on constate que la proportion d'oxygène a augmenté en son intérieur. Cette augmentation manque si on a sectionné auparavant les rameaux intestinaux du nerf vague, dont l'intégrité serait donc nécessaire pour que la sécrétion de gaz oxygène puisse se produire.

En somme il s'agit bien d'un acte de sécrétion, conditionné par le système nerveux. Il reste à étudier maintenant l'organe sécréteur.

CHAPITRE VI

LES ORGANES DE LA SÉCRÉTION ET DE LA RÉSORPTION DE L'OXYGÈNE.

I. — Les corps rouges et la glande gazeuse.

La vessie natatoire est pourvue de nombreux vaisseaux dont les branches se ramifient richement à l'intérieur de ses parois, pour y former des faisceaux de capillaires isolés ou réunis en touffes plus ou moins volumineuses.

Tandis que la plupart des auteurs, à la suite de Borelli, de Redi [80], pensaient que l'air intravésical était de l'air atmosphérique qui aurait pénétré dans la vessie par le canal pneumatique, Needham [67] eut le premier, en 1668, le mérite d'attribuer aux organes vasculaires de la vessie le rôle de sécréter, à l'intérieur de ce réservoir, les gaz qu'il renferme. Il admettait que les gaz ainsi formés passaient ultérieurement par le moyen du canal pneumatique dans l'intestin où ils devaient favoriser la digestion.

Delaroche en 1809 [28] donna une description anatomique des réseaux vasculaires de la vessie, chez certaines espèces où ils sont bien développés, et leur donna le nom de « *corps rouges* ». N'ayant rencontré aucune glande dans les parois de la vessie, il pensa que les vaisseaux eux-mêmes étaient les organes sécréteurs de gaz.

Les travaux ultérieurs de Cuvier [23], Rathke [78], Berlach [4] n'apportèrent pas de résultats importants.

J. Müller [65] donna une description d'ensemble de ces formations vasculaires, en vit les divers degrés de complication et signala l'existence chez certains Poissons de « bordures glandulaires » au niveau des corps rouges. Il démontra que, contrairement à l'opinion généralement admise, les corps rouges n'étaient pas le propre des Poissons physoclistes et qu'ils se rencontraient dans toutes les vessies, mais à des stades divers de développement. Il reconnut que leur trait de structure caractéristique était la disposition des vaisseaux en réseaux admirables artériels et veineux. Mais, tandis que ces réseaux sont diffus chez la Carpe, ils sont condensés et réunis en paquets

vasculaires (corps rouges proprement dits) chez la Perche, les *Gadus* par exemple.

J. Müller distingua quatre types de réseaux admirables. Le 1er, le plus simple, se rencontre dans la vessie des Cyprins, tels que la Carpe. Les artères de la vessie forment de fines arborisations vasculaires d'abord parallèles, puis s'étalant en éventail. Elles se rencontrent sur presque toute la surface de la vessie, sans s'accumuler en aucun point.

Dans le 2e type, offert par le Brochet (*Esox lucius* Lin.), les arborisations vasculaires se réunissent en petites touffes de capillaires artériels et veineux, disposés en éventail. Les artères sortant du corps rouge se ramifient à nouveau dans le voisinage et se réunissent aux vaissaux veineux.

Le 4e type se rencontre chez *Murena*, *Anguilla*. C'est un réseau admirable artériel et veineux, formant deux corps rouges situés à l'entrée du canal pneumatique dans la vessie. Les vaisseaux, en en sortant, ne se ramifient pas au voisinage immédiat du corps rouge, mais se collectent en nouveaux rameaux qui se distribuent à toute la vessie.

Le 3e type, qui se rencontre chez la plupart des Physoclistes, est représenté par des corps rouges bien individualisés et en nombre variable. Ils sont entourés de replis glanduleux. Chez la Perche, ils sont petits, nombreux et dispersés irrégulièrement sur la moitié antérieure du plancher de la vessie aérienne. Chez la Morue, il n'existe qu'un seul de ces organes. Chez le Maigre, une très grande partie du plancher de la vessie est recouverte par un corps rouge sillonné de nombreux replis.

Dans la suite, Quekett [77], Stannius; Leydig [54]; Schultze [93]; Wiedersheim [104] signalèrent la structure des corps rouges, mais sans chercher à approfondir leur signification physiologique.

Dans un travail d'ensemble sur les corps rouges, Coggi [19] fut amené à répartir ces organes suivant deux types. Les uns sont formés seulement par des arborisations vasculaires, au niveau desquelles l'épithélium qui tapisse la surface interne de la vessie passe sans modification. Ce serait le cas des corps rouges des types 1, 2 et 4 de J. Müller. Les autres sont constitués non seulement par les arborisations vasculaires, mais aussi par une différenciation spéciale de l'épithélium vésical à leur niveau, formant ce qu'il a appelé le « corps épithelial ». Ce corps épithélial, caractéristique

des corps rouges du type 3 de J. Müller aurait la structure d'une véritable glande, pourvue de canaux excréteurs.

Corning [21], quelques années plus tard, soutint que les corps rouges étaient bien tapissés par un épithélium plat, continuation du reste de l'épithélium vésical, mais nia l'existence de lumières glandulaires.

Cependant les observations de Coggi furent confirmées par tous les auteurs qui suivirent et notamment par Vincent et Barnès [102]. Ces derniers auteurs distinguèrent aussi les corps rouges pourvus de corps épithéliaux, de ceux qui n'en possèdent point. Ils nommèrent glandes rouges « *red glands* » les premiers et corps rouges « *red bodies* » les seconds.

Si les corps rouges du 3e type se rencontrent surtout chez les Physoclistes, il n'y a cependant pas de rapport nécessaire entre la présence ou l'absence de corps épithélial et l'absence ou la présence d'un canal pneumatique. C'est ainsi que, d'après Coggi, certains Physostomes, tels que *Scopelus*, *Gonostoma* ont des corps rouges construits sur le type habituel aux Physoclistes. Inversement, certains Physoclistes (*Gobius*, *Mugil*, *Belone*) offrent une différenciation très peu marquée de cet organe. Emery [33] avait déjà décrit dans la vessie aérienne de *Fierasfer* Cuv. deux corps rouges dont l'un possède un corps épithélial, tandis que l'autre en est dépourvu.

Coggi distingua en outre plusieurs stades de différenciation du corps épithélial. A peine indiqué chez *Belone*, il est très peu développé chez les Scombres, les Mugilidés, les Gobiidés; plus accentué chez les Triglidés, les Scopélidés, les Plectognathes et les Lophobranches, il atteint son plus grand développement chez les Labroïdes, les Percoides, le *Dentex*.

Dans ces dernières années, l'attention des anatomistes s'est plus particulièrement portée sur la structure et sur le rôle du corps épithélial, de la glande gazeuse, « *Gasdrüse* » comme on le nomme actuellement. J. Müller avait déjà indiqué que les réseaux admirables servaient à ralentir le courant sanguin, à favoriser par conséquent la séparation des éléments gazeux contenus dans le sang. Cette séparation et la sécrétion des gaz à l'intérieur de la vessie était, pensait-il, opérée par les replis glandulaires, ou, à leur défaut, par tout l'épithélium indifférencié de la vessie.

A. Jaeger [50] a étudié la structure histologique de la glande

gazeuse chez un Poisson marin, *Sciœna aquila* Risso. et un Poisson d'eau douce, *Lucioperca scandra* Cuv.

Chez *Sciœna aquila*, le riche réseau capillaire, situé dans la membrane interne de la vessie, envoie çà et là des rameaux à l'intérieur du corps épithélial : de fins capillaires se trouvent ainsi en contact avec les cellules glandulaires. Celles-ci sont prismatiques ; leur protoplasma granuleux, souvent vacuolaire renferme un noyau pourvu d'un gros nucléole. Entre les cellules se rencontrent des lumières glandulaires, qui s'ouvrent à la face interne de la vessie et s'anastomosent dans la profondeur. Ces lumières sont fréquemment remplies de petits amas granuleux. D'après les recherches chimiques de Vincent et Barnès [192] (sur *Gadus*, *Merlucius*, *Molva*) ces amas ne seraient pas constitués par de la mucine, mais par une nucléoprotéide; ils se colorent en bleu par la méthode de Heidenhain. Entre les cellules, en dehors des canaux glandulaires, A. Jæger remarqua l'existence d'amas floconneux. Ecartant à priori l'hypothèse que de semblables masses fussent un produit de destruction des cellules glandulaires, il les envisagea comme résultant de la destruction de leucocytes sous l'influence de substances toxiques sécrétées par la glande. C'est à une semblable influence qu'il rapporte la cause des diverses formes de désintégration de globules rouges qu'il observa dans les capillaires du corps rouge.

Le corps épithélial de *Lucioperca scandra* est constitué par une glande étalée, formée de cellules disposées sur trois à quatre rangs et sans canaux excréteurs.

Les recherches ultérieures de Bykowski et J. Nusbaum [16] sur les corps rouges de *Fierasfer* ; celles de Mme Caroline Reis et J. Nusbaum [84], sur les corps épithéliaux de *Fierasfer*, des *Ophidium* et des Macropodes, ont permis de préciser nos connaissances relatives à la structure histologique de la glande gazeuse. Ces auteurs se sont surtout efforcés de suivre, sur leurs préparations, la trace du processus physiologique de sécrétion d'oxygène.

D'après Mme Caroline Reis et J. Nusbaum, l'épithélium interne de la vessie des Macropodes est tout entier glandulaire ; mais tandis qu'il est très développé au niveau des corps rouges, formant une glande pourvue de canaux, il est constitué partout ailleurs par une seule couche de cellules cylindriques. De même que A. Jæger, ces auteurs ont constaté dans les vaisseaux sanguins des corps rouges

l'existence d'hématies en voie de désintégration. Dans les lumières glandulaires, comme à l'intérieur même de la vessie, ils ont aussi rencontré des masses granuleuses qui proviendraient des cellules glandulaires en voie de destruction et se transformeraient en éléments gazeux, par mutations chimiques ultérieures. Il ont, en effet, rencontré des cellules glandulaires à diverses phases de dégénération. Le noyau commence par se fragmenter, en même temps que le protoplasma devient granuleux. Finalement la cellule se détruit et ses débris tombent dans les lumières glandulaires. Ce mode de sécrétion serait analogue à celui des glandes holocrines, telles que les glandes sébacées.

D'autre part Mme Caroline Reis et J. Nusbaum ont observé dans les cellules glandulaires la présence de vacuoles vides : ce seraient des vésicules du gaz sécrété, qui confluerait ensuite en bulles plus grosses, pour être finalement déversées dans la vessie. Dans la région où ces bulles se forment de préférence, c'est-à-dire entre le noyau et le bord libre de la cellule, se trouveraient des filaments ramifiés, « trophosponges », unis à des « septa intercellulaires » qui seraient eux-mêmes les prolongements de cellules conjonctives ou « trophocytes ». Cet appareil trophique, par une sorte de liquéfaction, se transformerait en un système de fentes intercellulaires et de canalicules intraprotoplasmiques. Ce dispositif serait, d'après les auteurs, en rapport avec la nutrition intense des cellules glandulaires.

Je ne contesterai pas l'importance des recherches histologiques de J. Nusbaum et de ses collaborateurs ; mais le problème de la sécrétion d'oxygène ne saurait être considéré comme résolu. Il est peu probable, si ce gaz est sécrété sous forme de vésicules, que les produits de destruction de la cellule soient aussi susceptibles de devenir, par suite de transformations chimiques hypothétiques, du gaz oxygène. Il est difficile d'attribuer une signification exacte à l'appareil trophique, analogue à celui que Holmgreen [47] décrivit pour la première fois. La nature des « trophosponges » est d'ailleurs encore discutée par un grand nombre d'histologistes et ils sont regardés, par certains, comme des artifices de préparations.

Pour que les recherches histologiques puissent fournir des notions précises sur ce mode de sécrétion, il serait indispensable d'examiner l'organe au repos et en activité ; le premier cas est celui des Poissons qui vivent depuis un certain temps à un même niveau ; le second

peut être réalisé en soustrayant, par ponction, une certaine quantité de gaz à la vessie.

Quant au mécanisme par lequel le gaz oxygène est retiré du sang, séparé de l'hémoglobine à laquelle il se trouve combiné, il nous est complètement inconnu. Il serait, de plus, intéressant de rechercher s'il existe un rapport entre le plus ou moins grand développement de la glande gazeuse et la proportion plus ou moins forte de l'oxygène, dans le contenu gazeux de la vessie. De fait, la proportion d'oxygène, chez les Poissons à épithélium vésical indifférencié, tels que la Tanche, est toujours beaucoup plus faible que chez les Poissons pourvus de corps épithéliaux, tels que la Perche.

II. — L'Oval.

On vient de voir que le Poisson, lorsqu'il ne possède dans sa vessie natatoire qu'une quantité de gaz insuffisante, rejette activement dans cet organe de l'oxygène secrété par ses glandes gazeuses. Mais lorsque sa vessie renferme une trop grande quantité de gaz, par où ces gaz sortent-ils ? comment se trouvent-ils résorbés ? Chez les Poissons physostomes, le canal pneumatique permet au Poisson d'expulser, au dehors, l'air en excès. Jusqu'à ces dernières années, on savait que les Poissons physoclistes pouvaient résorber le gaz superflu, mais on pensait que le lieu de résorption était, comme pour la sécrétion, représenté par les corps rouges.

En 1903, A. Jæger attribua, le premier, ce rôle à un organe spécial qu'il décrivit dans la vessie de *Sciæna aquila* Risso. et de *Lucioperca scandra* Cuv. Corning [21] avait déjà vu une semblable disposition dans la vessie de *Perca fluviatilis* Rond. En raison de la forme du contour de cet organe, il l'avait nommé l'*Oval*, mais sans faire aucune hypothèse au sujet de sa fonction. Plus récemment, J. Nusbaum et Mme Caroline Reis [69] ont étudié l'Oval de *Lucioperca scandra* et de deux espèces d'*Ophidium* : *Oph. barbatum* Müll et *Oph. Broussonetti* Müll.

L'Oval se rencontre à la partie dorsale de la vessie chez *Perca*, *Sciæna* et *Lucioperca* ; il se trouve à l'extrémité postérieure de l'organe chez les *Ophidium*. La paroi de la vessie natatoire se compose chez ces Poissons de trois couches : une couche externe fibreuse, une couche moyenne conjonctive et vasculaire, une couche

interne élastique et musculaire tapissée par l'épithélium de la vessie. Sur le pourtour de l'Oval, la membrane interne s'épaissit, pour constituer un rebord, comprenant alors un anneau interne de fibres élastiques et un anneau externe de fibres musculaires lisses. Sur toute la surface de l'Oval, cette membrane interne fait défaut, si bien que l'épithélium est directement appliqué contre la couche moyenne vasculaire. A ce niveau, les vaisseaux forment un très fin réseau capillaire : les artères proviennent de l'aorte descendante, les veines se rendent dans les veines cardinales. Du bord de l'Oval partent des fibres musculaires à direction radiaire, dont quelques-unes se fixent aux parois vasculaires.

Les muscles circulaires sont les muscles de fermeture de l'Oval qui, rapprochant les bords de l'organe, réduisent au minimum la surface absorbante. Par contre, les faisceaux musculaires radiaires ont une fonction dilatatrice, en même temps qu'ils élargissent les gros vaisseaux qui se rendent à l'Oval. J. Nusbaum et Mme Caroline Reis ont pu voir l'Oval s'élargir très lentement sur des Poissons vivants ou récemment tués.

Ces auteurs considèrent comme jouant un rôle analogue à l'Oval l'organe qu'ils ont décrit à l'extrémité postérieure de la vessie de *Ophidium Rochii* Müller. C'est une sorte de tampon élastique qui peut, par le jeu de muscles particuliers, être enfoncé dans la vessie ou au contraire en être retiré. Il en résulterait une compression ou une décompression du contenu gazeux de la vessie, et par suite une modification du volume de cet organe.

L'Oval est, en somme, une région différenciée de la vessie au niveau de laquelle l'épithélium se trouve directement en contact avec un réseau de vaisseaux sanguins. Des muscles peuvent réduire ou augmenter la surface de cette région. Il semble donc légitime de considérer cet organe comme le siège de la résorption des gaz vésicaux et spécialement de l'oxygène.

Ajoutons que, pour Jæger, l'épithélium serait à ce niveau perméable à l'oxygène, tandis que partout ailleurs il ne laisserait pas diffuser ce gaz. Cette imperméabilité de l'épithélium vésical, a été constatée directement par C. Bohr [8], sur la vessie du Brochet.

CHAPITRE VII

STRUCTURE ET FONCTION DU CANAL PNEUMATIQUE

On sait que la vessie natatoire se développe sous forme d'un bourgeon de la paroi dorsale ou latérale de l'œsophage. Le canal pneumatique est le conduit qui, chez l'adulte, met en relation la vessie avec l'intestin. Il est perméable chez certains Poissons ; chez les autres, il n'est plus qu'un cordon fibreux plein ou même disparaît entièrement.

Sauf exceptions, le canal pneumatique est perméable chez les Malacoptérygiens, les Ostariophysi, les Apodes et les Haplomi qui ont été réunis sous le nom de Physostomes. Il manque généralement chez les Heteromi, Catostomi, Acanthoptérygiens, Pediculati, Jugulaires et Plectognathes qui ont été groupés sous la désignation de Physoclistes. Par leur mode de développement, tous les Téléostéens sont Physostomes à l'origine.

Le canal pneumatique peut varier, quant à sa longueur, à ses dimensions, à son point d'origine et à son point d'arrivée. Il est long et mince chez les Cyprins, court et dilaté chez l'Anguille. Il naît à l'extrémité de la vessie chez le Brochet, le Saumon ; vers le tiers antérieur de la face inférieure de l'organe chez certains Silures, à la partie moyenne de cette face chez l'Anguille, le Congre. Chez les Cyprins, dont la vessie est divisée en deux lobes, il naît de la partie antérieure du lobe postérieur. Son orifice antérieur est généralement situé dans l'œsophage, quelquefois dans l'estomac (Hareng). Cet orifice est muni chez le Polyptère d'un sphincter musculaire, qui se contracte pendant la déglutition, empêchant les aliments de pénétrer dans la vessie. J'ai démontré l'existence d'un semblable sphincter, mais dont la fonction est un peu différente, au niveau de l'orifice œsophagien du canal pneumatique des Cyprins.

Le canal pneumatique des Cyprins.

J'ai étudié particulièrement le canal pneumatique de la Tanche, de la Carpe, du Cyprin doré et de la Brème.

Né de la partie antérieure de la vessie caudale, le canal pneumatique se porte en avant et se dirige vers la partie antérieure de l'œsophage, dans lequel il s'ouvre en arrière des dernières dents pharyngiennes. Il est translucide, de même aspect que la vessie, souple, enveloppé par le péritoine ; il chemine d'abord côte à côte, avec l'artère vésicale, accompagné durant tout son trajet, par un rameau de la branche intestinale du nerf vague.

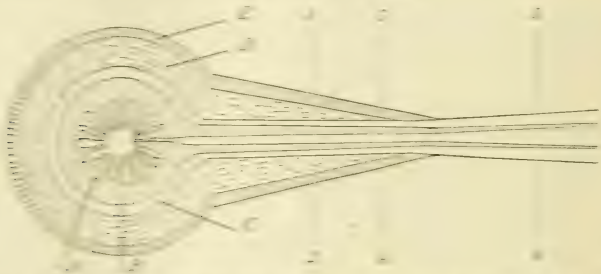


Fig. 2. — Dessin schématique pour montrer la continuité des tuniques de l'œsophage et du canal pneumatique.

A, épithélium ; B, tissu conjonctif (chorion) ; C, fibres élastiques circulaires ; D, fibres musculaires striées circulaires ; E, fibres musculaires striées longitudinales.

1-2, niveau auquel a été pratiquée la coupe représentée par la figure 4 de la planche III ; 3-4, niveau de la coupe (fig. 2) ; 5-6, niveau de la coupe (fig. 1).

A un centimètre, ou un centimètre et demi, de son embouchure dans l'œsophage, il présente un renflement charnu, ayant la forme d'un cône dont la base répondrait au tube digestif. Ce renflement fut signalé par Weber : « qui, postquam cursu flexuoso ad fauces ascendit, haud parum intumescens ibi aperitur ». A l'intérieur de ce renflement, Petit [72] et Koelreuter [52] avaient décrit des valvules ; Weber montra qu'elles n'existaient pas et que la lumière très étroite du canal y décrivait un trajet spiralé. L'orifice du canal est très fin et situé entre deux replis de la muqueuse œsophagienne.

J'ai pu, par l'étude de coupes en série, mettre en évidence (1904) l'existence dans ce renflement, d'un sphincter musculaire strié. A quelques millimètres de son point d'abouchement dans l'œsophage, le canal pneumatique offre la même structure que l'œsophage, dont il provient. La muqueuse, riche en cellules muqueuses, et son chorion sont entourés d'une mince couche de fibres élastiques

circulaires, mêlées à quelques fibres musculaires lisses. Autour, se trouvent une épaisse couche de fibres musculaires striées circulaires et une plus extérieure de fibres musculaires striées longitudinales (V. Pl. III, fig. 2 à 6).

Au fur et à mesure, que le canal pneumatique s'éloigne de l'œsophage, les couches musculaires diminuent d'épaisseur et disparaissent progressivement. A deux centimètres de l'œsophage, (Pl. III, fig. 1) le canal possède la structure qu'il présente dans tout le reste de son étendue : un épithélium cylindrique, un chorion, quelques fibres élastiques longitudinales et une couche externe très développée de fibres élastiques circulaires. On ne rencontre plus aucun élément musculaire.

Au voisinage de l'orifice vésical, les fibres élastiques longitudinales augmentent de nombre et sont continuées directement par la membrane interne de la vessie. La vessie est formée exactement des mêmes tuniques que le canal pneumatique dont elle n'est que l'extrémité dilatée : un épithélium devenu pavimenteux, — une couche interne de fibres élastiques longitudinales et une couche externe de fibres élastiques circulaires, — aucun élément musculaire lisse ou strié.

A l'intérieur du renflement œsophagien, la lumière du canal est capillaire et présente un certain nombre de diverticules aveugles. Elle est, de plus, cloisonnée par des septa et hérissée de villosités qui rappellent celles de l'œsophage (Pl. III, fig. 5).

Le trajet spiralé de la lumière, le petit diamètre de celle-ci ; l'abondance de la sécrétion muqueuse au niveau de son orifice contribuent à former avec le sphincter musculaire un appareil qui, non seulement s'oppose à la pénétration de l'air extérieur, mais aussi, dans une certaine mesure, à la sortie des gaz renfermés dans la vessie.

On rencontre, chez certains Poissons, des canaux autres que le canal pneumatique, faisant communiquer la vessie natatoire avec l'extérieur.

Weber [103] montra que la vessie du Hareng possède non seulement un canal pneumatique débouchant dans le cul-de-sac postérieur de l'estomac, mais que l'extrémité postérieure effilée de sa vessie se prolonge en un canal qui s'ouvre au niveau du pore génital.

A. Moreau [62] a décrit un « canal de sûreté » chez *Caranx*

trachurus LIN. (qui n'a pas de canal pneumatique). Né de la partie inférieure de la vessie, ce canal longe le côté droit de l'aorte et vient s'ouvrir sous l'opercule, dans la partie postérieure et supérieure de la cavité branchiale et toujours du côté droit.

Enfin S. BAGLIONI [2] a mis en évidence un canal qui part de la vessie natatoire de *Syngnathus* et qui débouche dans l'anus.

Ces auteurs ont montré que les canaux décrits par eux chez *Caranx* et chez *Syngnathus* pouvaient réellement laisser s'échapper des bulles de gaz.

FONCTION DU CANAL PNEUMATIQUE.

On sait depuis longtemps que le canal pneumatique permet la sortie de l'air vésical lorsque celui-ci se trouve soumis à une forte pression. Répétons en effet une expérience de A. MOREAU. Une Tanche nage dans un bocal plein d'eau et placé sous une cloche, à l'intérieur de laquelle on produit un lent abaissement de la pression atmosphérique, au moyen d'une trompe aspirante. Dès la plus faible variation, l'animal, qui est attiré à la surface, fait de violents efforts pour gagner le fond ; mouvement instinctif dont l'effet serait de compenser la diminution de pression par le poids d'une plus haute colonne d'eau. Mais la Tanche cesse bientôt de réagir et elle flotte à la surface sans mouvements. Lorsque la dépression atteint une valeur de 4 à 6 centimètres de mercure, le Poisson commence à expulser des bulles de gaz. Vient-on à rétablir la pression normale, le Poisson, alourdi par la diminution de volume que subit sa vessie, tombe au fond du vase ; il peut encore s'élever péniblement à la surface, par de violents coups de nageoires, mais ne peut plus flotter à son voisinage, car son plan d'équilibre est détruit.

Le fait le plus remarquable est que la sortie des gaz de la vessie ne s'effectue que quand la diminution de pression a atteint une certaine valeur, ou, ce qui revient au même, lorsque la pression des gaz à l'intérieur de la vessie s'est accrue d'une quantité déterminée. Il existe donc quelque part un mécanisme régulateur qui s'oppose à la sortie des gaz, lors de variations faibles de leur tension ; son siège se trouve dans le renflement œsophagien du canal pneumatique. Sur une Tanche dont la vessie est mise à nu, il faut en effet comprimer très fortement cet organe avec les doigts pour faire sortir une ou deux bulles d'air par le canal ; mais si on sectionne ce dernier, un

peu avant son intumescence, le gaz s'échappe aussitôt en abondance. La résistance opposée est-elle de nature purement physique (résistance capillaire, par exemple) ou relève-t-elle d'un phénomène physiologique ? J'ai démontré, en 1904, qu'il s'agissait d'un appareil musculaire complexe, disposé en sphincter, dont le rôle est des plus importants.

Pour établir l'existence et définir le mode de fonctionnement du *sphincter pneumatique,* j'ai fait des expériences analogues à celles par lesquelles HEIDENHAIN et COLBERG ont pu montrer l'action tonique du sphincter vésical de la vessie urinaire des Mammifères. Je produisais, à l'intérieur de la vessie natatoire d'une Tanche, une pression croissant lentement et je cherchais ainsi quelle était la plus petite pression nécessaire pour amener l'expulsion des premières bulles de gaz. L'expérience était ensuite répétée sur l'animal sacrifié.

L'appareil employé est fort simple. Un flacon à moitié plein d'eau est fermé hermétiquement par un bouchon traversé par trois tubes de verres. L'un, haut de $1^{m},60$, plonge dans l'eau; le second, s'ouvrant, ainsi que le troisième, dans l'atmosphère du récipient, est relié à une seringue munie d'un jeu de robinets. Le dernier est réuni par un tube de caoutchouc à une canule. On pratique dans le flanc d'une Tanche vivante une incision suffisante pour attirer l'extrémité postérieure de la vessie caudale : on la perfore et on y introduit la canule qu'on assujettit par une ligature. La seringue permet de refouler de l'air dans le flacon et de produire ainsi, à l'intérieur de ce dernier et de la vessie natatoire, une augmentation de pression, mesurée directement par la hauteur de la colonne d'eau, dans le tube vertical.

Le Poisson, pendant l'expérience, est maintenu dans le décubitus latéral, au fond d'une cuve pleine d'eau. La présence de l'eau assure la respiration du sujet et sert aussi à rendre très net le dégagement des bulles d'air s'échappant par les ouïes. Ce dégagement est intermittent.

Expérience. — 12 juillet. — A deux heures de l'après-midi, l'appareil étant disposé, on constate qu'une Tanche vivante supporte une pression de 60 centimètres d'eau, sans qu'aucune expulsion d'air ne se produise. Si on donne à cette pression la valeur de 65 centimètres, quelques bulles s'échappent et le dégagement d'air continue

jusqu'à ce que la pression soit tombée à 58 centimètres. Le cœur de l'animal est ouvert ; la mort survient par anémie, cinq heures après. Pendant ce temps, de nouvelles expériences sont répétées de quart d'heure en quart d'heure. Voici, dans un tableau, les résultats obtenus à des intervalles d'une heure environ.

Pression pour laquelle commence l'expulsion des gaz.	*Pression pour laquelle elle cesse.*	
65 c.	58 c.	2 heures.
Ouverture du cœur.		2 h. 15
60	56	3 heures.
60	49,5	3 h. 5
51,5	48	4 heures.
50	46	5 »
49	30	6 »
45	29	7 »
27 *Mort élémentaire.*	27	8 »

Lorsque la mort élémentaire est survenue — j'en jugeais par ce fait, qu'aucun muscle du Poisson ne se contractait plus par excitation électrique — la pression supportée (27 centimètres d'eau) demeure constante.

Expérience. — 24 janvier. — Le sujet est une Carpe. Une pression de 68 centimètres d'eau n'amène aucune expulsion d'air : celle-ci commence quand la pression a atteint la valeur de 70 centimètres.

Pression pour laquelle commence l'expulsion de l'air.	*Pression pour laquelle elle cesse.*	
70	62	8 heures.
Ouverture du cœur.		
60	55	9 »
51	45,4	10 »
50,5	44	11 »
42	34	1 »
40	33	3 »
33 *Mort élémentaire.*	33	4 »

Lorsque la mort élémentaire est survenue, la pression supportée est constante.

Il résulte de ces expériences que :

1° La résistance opposée pendant la vie est toujours plus grande qu'après la mort.

2° A mesure que l'animal s'anémie, cette résistance diminue d'une façon plus ou moins rapide.

3° Lorsque la mort élémentaire est survenue, le renflement œsophagien supporte une pression faible et constante.

Pendant la vie, les muscles qui constituent le sphincter pneumatique, et, en particulier, les muscles striés circulaires, présentent donc une contraction tonique permanente qui s'oppose à la sortie de l'air. Cette tonicité diminue graduellement avec les progrès de l'anémie. Enfin, lorsque les éléments sont morts, la résistance de nature purement physique présente une valeur constante.

Le rôle de cet appareil d'occlusion est évident. Si le Poisson possédait un canal pneumatique s'ouvrant par un large orifice dans l'œsophage, il ne pourrait s'élever ou s'abaisser, un tant soit peu, sans que de l'air ne s'échappât ou que de l'eau ne pénétrât. Grâce au sphincter pneumatique, le Poisson peut s'élever à un certain niveau, au-dessus de son plan d'équilibre, sans être obligé de perdre du gaz, qu'il lui faudrait aussitôt reformer. En somme, le sphincter pneumatique lui confère les avantages d'une vessie close, sans lui en faire subir les inconvénients.

L'appareil d'occlusion du canal pneumatique s'oppose, non seulement à la sortie des gaz, mais encore à la pénétration dans ce dernier organe de l'eau et des particules alimentaires contenues dans l'œsophage. Les nombreuses villosités qui cloisonnent la lumière du canal forment un filtre capable de retenir, engluées dans le mucus, les particules très fines qui pourraient y parvenir. Ces particules sont chassées, lors de la première expulsion de gaz. Certains auteurs, cependant, semblent croire encore que l'air extérieur peut être facilement introduit dans le canal aérien et, de là, refoulé dans la vessie [1]. Cette opinion paraît provenir de la constatation de ce fait, que souvent les Poissons viennent à la surface happer de l'air qu'ils gardent un certain temps dans leur gueule, avant de le rejeter. C'est surtout chez les Poissons vivant dans une

---

[1] On lit en effet dans MOREAU (loc. cit.) : « Ces expériences montrent que les Poissons, comme les Tanches, qui possèdent un canal aérien, c'est-à-dire l'organe essentiel pour faire pénétrer l'air extérieur, organe analogue à la trachée artère... » p. 8.

Le canal pneumatique est encore défini, p. 10 : « L'organe capable de conduire l'air extérieur dans l'intérieur. ».

P. 11 : « Arrivé à la surface, le Poisson ne peut mettre à profit la faculté d'avaler de l'air pour..... ».

eau mal renouvelée que l'on observe cette manœuvre, grâce à laquelle leurs branchies se trouvent en contact avec un milieu plus riche en oxygène. Les expériences de SPALLANZANI [97], de PROVENÇAL et HUMBOLDT [76] ont en effet montré que les branchies des Poissons sont susceptibles d'absorber l'oxygène gazeux, aussi bien que l'oxygène dissous dans l'eau : « Il est connu que l'on engraisse les Carpes en les nourrissant suspendues dans l'air, et en mouillant de temps en temps les ouïes, avec de la mousse humide, pour éviter qu'elles ne se sèchent. »

On sait d'ailleurs que le Poisson, s'il a perdu une certaine quantité de gaz, peut très bien la reformer, même si on l'empêche de venir à la surface. J'ai répété maintes fois cette expérience, réalisée par A. MOREAU. D'autre part, comme le remarque A. MOREAU lui-même, un Poisson qui viendrait aspirer de l'air à la surface, augmenterait le volume de sa vessie et son plan d'équilibre serait alors situé plus profondément que celui qu'il viendrait de quitter. Le Poisson devrait, pour gagner ce plan, faire des efforts considérables, afin de lutter contre la diminution de son poids spécifique.

J'ai mesuré directement, sur la Tanche, quelle pression il faut établir à l'intérieur du segment œsophagien compris entre deux ligatures posées de part et d'autre de l'orifice pneumatique, pour que l'air franchisse le sphincter et pénètre dans la partie postérieure du canal. Je me suis servi du même appareil que celui qui fut employé dans les expériences relatées plus haut ; mais l'atmosphère du flacon communiquait avec un manomètre à mercure. Il résulte de plusieurs expériences que la pression moyenne, nécessaire pour faire pénétrer de l'air dans le canal pneumatique d'une Tanche vivante, a une valeur de 15 centimètres de mercure (soit 195 cent. d'eau). Après la mort, cette pression n'est plus que de 2 centimètres de mercure (26 cent. d'eau) et demeure constante. Or, l'œsophage ne présente aucun mécanisme musculaire capable d'enfermer une bulle d'air et de la soumettre à une pression de 15 cent. de mercure. Le sphincter pneumatique rend donc la pénétration de l'air impossible, du moins chez les Cyprins.

Remarquons tout de suite que, lorsque les éléments sont morts, il suffit, pour faire pénétrer de l'air, d'établir une pression de 26 cent. d'eau. Cette pression est celle (27 cent.) qui est nécessaire, dans les mêmes conditions pour déterminer la sortie des gaz vésicaux. Elle mesure une résistance purement physique.

D'autre part, pendant la vie, la pression minima amenant la sortie des gaz est de 65 centimètres d'eau ; pour l'entrée de l'air elle est de 195 centimètres, soit plus du double. Une semblable différence semble impliquer que l'expulsion de l'air est favorisée par un mécanisme adjuvant, qui serait incapable d'intervenir lors du mouvement inverse des gaz.

Le sphincter pneumatique s'oppose pendant la vie à la sortie des gaz par sa tonicité. Cette tonicité est sous la dépendance étroite du système nerveux ; on sait que celle des autres muscles paraît être due à des excitations permanentes, parties probablement des canaux semi-circulaires (R. Ewald) et réfléchies par le système nerveux sur le tissu musculaire.

D'après ces considérations, le sphincter pneumatique se relâcherait lorsque l'air, contenu dans la vessie, est soumis à une certaine pression. Il est permis de supposer qu'une excitation ayant été portée en un certain point et transmise aux centres nerveux a produit la cessation des excitations motrices permanentes. Nous serions donc en présence d'un phénomème inhibiteur : cette inhibition, ou suspension de l'effet moteur de l'excitation sensitive, ne s'exerce pas sur l'élément musculaire par des nerfs spéciaux, car, toute excitation portée par un nerf à un élément correspond à une réaction de cet élément, non à la cessation de son activité ; autrement dit, le processus inhibiteur s'exerce « de neurone à neurone, intérieurement au système nerveux » : c'est une cessation de l'excitation motrice. En ce qui concerne les sphincters, la question est plus complexe ; car, outre leur innervation médullaire, il semble vraisemblable qu'ils en possèdent une, située dans le muscle lui-même (expériences de Goltz et Ewald, sur les effets de l'ablation de la moelle épinière).

Ces considérations m'ont conduit à rechercher, si le réflexe inhibiteur était supprimé par l'anesthésie.

Expérience 1. — Une Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.), vivant à une profondeur faible et connue (aquarium de laboratoire), est soumise à une dépression atmosphérique graduelle, au moyen d'une trompe aspirante. Le Poisson est maintenu verticalement, la tête en haut, dans un flacon étroit, rempli d'eau ; un grillage l'empêche de s'élever à la surface. De cette manière, les bulles de gaz, sortant par la gueule, traversent la couche d'eau supérieure au grillage et sont

rendues très visibles. La dépression nécessaire pour déterminer la sortie des premières bulles est de 8 cent., 5 de mercure. L'animal est transporté dans de l'eau bien aérée. Sa vessie étant devenue plus petite, il tombe au fond. Au bout de quelques heures, il a récupéré par sécrétion la quantité de gaz, toujours faible, qu'il a perdue. Il peut alors flotter et nager avec aisance.

Le lendemain, la Tanche est endormie dans l'eau chloroformée, préparée en faisant barbotter dans de l'eau un courant d'air chargé de vapeurs anesthésiques. Après une courte période d'excitation, le Poisson cesse de mouvoir ses nageoires; l'anesthésie est totale quand il ne réagit plus aux excitations extérieures et quand les mouvements de l'appareil operculaire sont supprimés. Un petit morceau de bois introduit dans la gueule la maintient largement ouverte. La Tanche est alors portée dans le même flacon que précédemment et soumise à une diminution de pression. Il faut établir une dépression, mesurée par une colonne de mercure haute de 17 cent. 3, pour amener l'expulsion des premières bulles de gaz. Il faut donc établir une dépression plus considérable, de 8 cent. 8 de mercure, que celle qui est nécessaire pour le Poisson normal.

Reportée dans l'eau pure, la Tanche, après une certaine période d'inertie, puis de mouvements désordonnés, commence à nager sur le fond de l'aquarium.

Expérience 2. — Deux lots A et B de *Carassius vulgaris* Nordmann, de taille semblable, sont alternativement soumis à la décompression à l'état normal et pendant l'anesthésie.

		Dépression nécessaire pour la sortie de l'air (mercure)	*Différence*
1°	A — 3 *Carassius vulgaris* normaux....	17,5	
	B — 3 *Carassius vulgaris* anesthésiés..	27,5	10c
2°	B — 3 *Carassius vulgaris* normaux....	17,2	
	A — 3 *Carassius vulgaris* anesthésiés..	28,2	11c
Expérience 3.			
	1 *Carassius auratus* normal.....	19c	
	Carassius auratus anesthésié...	28,5	9,5
Expérience 4.			
	1 *Carassius auratus* normal.....	18c	
	Carassius auratus anesthésié...	28,7	10c 7

Ainsi, un Poisson anesthésié n'expulse de l'air que lorsque la pression à l'intérieur de sa vessie a atteint une valeur supérieure, de 10 cent. de mercure en moyenne, à celle qui est nécessaire pour produire cette expulsion à l'état normal. Il semble donc très vraisemblable que, pendant la vie, la réplétion exagérée de la vessie détermine par voie réflexe la cessation de la tonicité du sphincter pneumatique : ce réflexe inhibiteur serait supprimé par l'anesthésie.

Quel est le point de départ de l'excitation qui conditionne cet acte inhibiteur ? Je montrerai plus loin que cet excitation paraît être réalisée par la distension même de la vessie, transmise aux centres nerveux par l'appareil de Weber. Mais il convient, au préalable, d'étudier cet appareil lui-même.

CHAPITRE VIII

LES CONNEXIONS DE LA VESSIE AÉRIENNE AVEC L'APPAREIL ACOUSTICO-LABYRINTHIQUE.

I. — Etude morphologique.

Dans son mémoire sur l'oreille et l'audition des animaux aquatiques, Weber [103] décrivit pour la première fois, en 1820, les remarquables connexions que présente, dans certains groupes de Poissons, la vessie natatoire avec l'oreille interne. Les auteurs qui suivirent ont précisé certains détails anatomiques et étendu la liste des Poissons qui offrent de semblables relations ; mais le travail de Weber demeure sur cette question une œuvre fondamentale.

Weber décrivit trois types de connexions de la vessie natatoire avec l'oreille :

1° Pisces, quorum vesica natatoria appendibus cavis cum aure interna conjungitur.

a) vesica natatoria ad vestibulum osseum (cavitatem cranii) usque exporrecta (auris *Spari Salpæ et Spari Sargi*).

b) vesica natatoria ad vestibulum membranaceum usque exporrecta (auris *Clupeæ Harengi*).

2° Pisces, quorum vesica natatoria tribus ossiculis auditoriis cum labyrintho membranaceo conjuncta est. (*Cyprinus carpio ; Silurus glanis* Lin. et *Cobitis fossilis* Lin.).

A. Le premier mode est le plus simple. La base du crâne est percée d'un orifice, fermé par une membrane fibreuse dont la surface interne est baignée par la périlymphe. Contre la surface externe s'appliquent les extrémités d'une paire de tubes creux, terminés en cœcum, prolongements antérieurs de la vessie natatoire. Ce genre de connexions se rencontre chez certains Serranidæ, Berycidæ, Sparidæ, Gadiidæ, chez *Notopterus* (Bridge et Haddon [14]) et probablement chez les Hyodontidæ.

B. Le deuxième type de connexion se rencontre chez les Clupes. Weber l'a décrit chez *Clupea harengus ;* Ridewood [87] a étudié

ces relations, chez plusieurs espèces de *Clupea*, notamment *C. harengus* ; *C. pilchardus ; C. sprattus*, etc... La vessie natatoire du Hareng est longue et effilée à ses deux extrémités.

L'extrémité antérieure se dirige vers la base du crâne et s'y divise en deux rameaux. Chacun d'eux pénètre par un orifice dans un canal osseux, formé par l'os occipital. Chacun de ces prolongements de la vessie se divise en deux canalicules, l'un dirigé en avant, l'autre en dehors, qui se terminent tous deux par une partie renflée, contenue dans une cavité osseuse globuleuse. Le renflement antérieur se met en rapport avec un appendice du vestibule membraneux. L'extrémité aveugle de l'appendice vestibulaire rempli d'endolymphe et celle du prolongement vésical rempli d'air entrent en contact : à ce niveau la paroi de l'appendice est très mince et soutenue par un cadre annulaire cartilagineux. Quant au canalicule postéro-externe, il se renfle de même à l'intérieur d'une capsule osseuse, mais n'entre en connexion avec aucune partie du labyrinthe. Cependant le canal semi-circulaire horizontal l'entoure et se trouve en partie sculpté dans la paroi de la cavité osseuse.

C. — Weber décrivit avec soin l'appareil, de beaucoup le plus compliqué, qui assure les connexions de la vessie natatoire avec l'oreille chez la Carpe, la Tanche, les Silures et la Loche. La partie essentielle en est formée par une chaîne de quatre petits osselets, pièces détachées des 3 ou 4 premières vertèbres, unis les uns aux autres, articulés avec les vertèbres adjacentes et qui sont en rapport, d'une part avec les milieux périlymphatiques et d'autre part avec l'extrémité antérieure de la vessie natatoire. Signalé partiellement par Rosenthalius [89], (qui décrivit le 1er osselet (le malleus) sous le nom d'os ensiforme et le 2e osselet, mais sans avoir vu leurs relations avec l'oreille), cet « *appareil de Weber* » a été rencontré depuis chez les Gymnotides par Bar (1835) ; chez les Characinides par Heusinger [46]. En 1885, Sagemehl [90], groupa les quatre familles des Cyprinidæ (dont Cobitis), Siluridæ, Characinidæ et Gymnotidæ dans le sous-ordre des Ostariophysi, qui est un des plus homogènes de la classe des Poissons. Les osselets de Weber sont ainsi caractéristiques des familles dominantes parmi les Téléostéens d'eau douce actuels.

Etudions cette appareil de Weber dans les divers groupes, qui en sont pourvus.

1° Cyprinidés. — Le labyrinthe membraneux se compose de l'utricule portant les canaux semi-circulaires et d'une poche, que Weber nomma le *saccus*, divisée en deux loges antérieure et postérieure contenant chacune une concrétion calcaire. Au point d'union du saccus avec l'utricule, naît un fin canal qui s'unit avec celui du côté opposé et se rend dans un sac impair, postérieur, le *sinus impar*. Ce sinus impar, aboutissant commun des canaux droit et gauche, se trouve logé dans une cavité osseuse, le *cavum sinus imparis*. En arrière, ce sinus s'ouvre par deux orifices latéraux dans deux sacs, les *atria sinus imparis* situés en dehors du crâne, de chaque côté du canal médullaire. Ces atria sont deux cavités sphériques, limitées extérieurement, en bas par un osselet le *stapes*, en haut par une autre pièce osseuse, le *claustrum*, et en dehors par la dure-mère du canal médullaire.

Cette description, due à Weber, fut légèrement modifiée par les recherches ultérieures. C. Hasse [45] confirma l'existence d'un canal d'union entre les deux saccus, mais nia l'existence de leur prolongement postérieur. J. Nusbaum [68], en 1881, indiqua que le saccus de Weber se compose en réalité du sacculus et de la lagena, organe homologue de la cochlée des vertèbres supérieurs. Il montra que, de chaque sacculus, naît un canal, s'unissant à celui du côté opposé, et représentant le *ductus endolymphaticus*. Ce canal d'union présente, en arrière, un diverticule impair sacciforme, le *saccus endolymphaticus* qui serait le reste de l'invagination ectodermique embryonnaire, doù provient l'ébauche de l'oreille. Ce saccus, terminé en cœcum, est libre à l'intérieur du cavum sinus imparis. Le sinus impar est ainsi un espace périlymphatique, remplissant, le cavum sinus imparis : il renferme le même liquide graisseux que le cavum cranii et communique par deux ouvertures latérales avec les atria, également remplis de périlymphe.

Les osselets qui unissent les atria sinus imparis à la vessie natatoire sont au nombre de quatre, dont trois ont reçu de Weber, qui les considérait comme analogues aux osselets de l'ouie des Mammifères, les noms respectifs de *malleus*, *incus* et *stapes*. Le quatrième osselet, qu'il a nommé *claustrum*, forme le toit de l'atrium et se met en rapport par son bord externe avec le bord supérieur du stapes. Le *stapes* a la forme d'une valve d'huître dont la surface concave s'applique sur l'atrium et le clôt en dehors. Cet osselet s'articule avec une cavité, située entre les apophyses

épineuses des 1re et 2e vertèbres. A la surface externe du stapes naît un tendon qui l'unit à l'incus et au malleus. L'*incus* présente trois

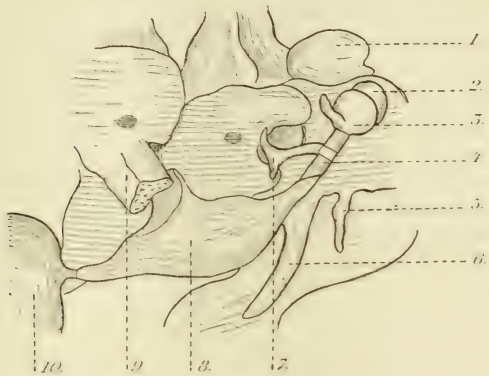


Fig. 3. — Osselets de Weber de la Carpe : 1, apophyse épineuse de la 1re vertèbre ; 2, claustrum ; 3, stapes ; 4, ligament unissant le malleus au stapes ; 5, apophyse transverse de la 1re vertèbre ; 6, apophyse transverse de la 2e vertèbre ; 7, incus ; 8, malleus ; 9, apophyse transverse sectionnée de la 3e vertèbre ; 10, vessie craniale.

pointes et se met en rapport avec la 2e vertèbre. Le *malleus*, le plus grand des osselets, a une forme semi-lunaire. Son extrémité antérieure s'unit par un tendon, à l'incus et au stapes. Son extrémité postérieure, passant sous l'apophyse transverse de la 3e vertèbre, gagne la cavité générale et se fixe à la membrane nacrée qui revêt la vessie craniale. De sa face interne concave part une apophyse qui s'articule avec une cavité verticale, siégeant entre les corps des 2e et 3e vertèbres.

Les osselets sont renfermés dans un sac ostéo fibreux, la *fossa auditoria*, rempli de tissu graisseux semi fluide, identique au tissu arachnoïdien de la cavité crânienne, avec laquelle il communique d'ailleurs par une large ouverture, située de chaque côté du trou occipital. A l'endroit où le malleus pénètre dans la cavité générale, la membrane fibreuse (expansion de la dure-mère) de la fossa adhère assez intimement à l'osselet pour clore complètement la fossa auditoria.

On sait que la vessie natatoire des Cyprins est divisée en deux

loges antérieure et postérieure, la vessie crâniale et la vessie caudale. SAGEMEHL [91] émit l'hypothèse que l'apparition de la vessie crâniale était en rapport avec la formation de l'appareil de WEBER. J'ai déjà insisté, dans un travail antérieur, sur la très grande vraisemblance de cette opinion. Je considère la vessie crâniale comme une portion individualisée de la vessie, plus élastique et plus extensible, apparue secondairement et intimément liée au fonctionnement de l'appareil de WEBER.

2° COBITIDÉS. — La vessie natatoire des Loches fut décrite pour la première fois par SCHNEIDER [92], en 1789. Elle fut étudiée à nouveau par WEBER [103], en 1820, qui découvrit ses connexions avec l'oreille; puis par LEYDIG [53] en 1853 et récemment par JACOBS [49] qui ne fit pas mention de ses rapports avec l'organe de l'ouïe. En 1899, J. NUSBAUM et SIDORIAK [70] précisèrent les rapports exacts de la vessie natatoire et de ses connexions avec l'oreille. On sait que la vessie des Loches est petite et enfermée dans une capsule osseuse, formée par des pièces vertébrales et costales fusionnées. Elle se compose, comme celle des Cyprinidés, de deux parties : une partie crâniale, divisée par une sangle médiane fibreuse en deux lobes latéraux, et qui remplit presque toute la cavité osseuse; une partie postérieure, située hors de la cavité osseuse, extrêmement petite, réduite à la grosseur d'un grain de mil. La capsule osseuse présente cinq orifices. Par l'orifice postérieur, la vessie postérieure s'unit à la vessie antérieure. Les deux orifices latéraux, dont les bords sont prolongés à travers les muscles, jusqu'à la peau, permettent à la vessie de se mettre en rapport immédiat, avec la peau de la région située en arrière de l'opercule. Les deux orifices antérieurs servent au passage des mallei, qui se fixent au sac externe de la vessie. Les osselets sont à peu près semblables à ceux des Cyprins ; l'incus est réduit à l'état d'un petit nodule osseux, inclus dans le tendon unissant le stapes au malleus. Les atria communiquent indirectement par les *ductus submembracei* (J. NUSBAUM et SIDORIAK) avec l'espace lymphatique du cavum sinus imparis. Les osselets sont enfermés dans deux cavités latérales, formées par les côtes de la 2e vertèbre modifiées en prolongements aliformes. Entre la vessie natatoire et sa capsule osseuse existe un espace lymphatique qui communique avec ceux qui remplissent les cavités costales latérales.

Le rapport que j'ai signalé, à propos des Cyprins, entre le

développement de la vessie crâniale et l'existence des osselets de WEBER est ici plus net encore : seule, la vessie antérieure est bien développée ; la vessie postérieure est rudimentaire. Par ses rapports plus directs avec la peau, la vessie devient susceptible de transmettre du labyrinthe, avec plus de sensibilité, les variations de la pression extérieure.

3° SILURIDÉS. — Décrites par WEBER chez *Silurus glanis* LIN., les connexions de la vessie des Silures avec l'oreille ont été surtout étudiées par BRIDGE et HADDON [14]. L'appareil de WEBER diffère très peu de ce que l'on observe chez les Cyprins. La vessie natatoire est ordinairement grande et triloculaire ; mais elle peut être simple, double ou compliquée par des septa additionnels ; quelquefois, elle est entièrement ou partiellement enfermée dans une capsule osseuse. Quelques Silures (Ariinées, *Callichrous*, Cryptoptère) ont une vessie non limitée à la cavité abdominale, mais qui présente des expansions latérales qui se mettent en rapport avec la peau, à travers les parois musculaires dorsale et ventrale.

4° CHARACINIDÉS. — La vessie natatoire des Characinidés fut étudiée par HEUSINGER [46] en 1826, puis par SAGEMEHL [90] : elle est divisée en deux lobes antérieur et postérieur, comme celle des Cyprins. La vessie antérieure est cordiforme ; les deux saillies latérales étant séparées par une sangle médiane. La tunique externe (membrane nacrée) se prolonge en avant en un ruban fibreux : celui-ci passe au-dessus de l'œsophage, puis, se divise, à la base du crâne, en deux bandes (entre lesquelles passe l'aorte) qui s'insèrent de chaque côté à l'occipital basilaire et à l'extrémité postérieure du parasphénoïde. SAGEMEHL pense que ce ruban représente le reste du rapport direct entre la vessie et la base du crâne qui a dû exister chez les ancêtres des Cyprins, comme c'est actuellement le cas pour *Clupea Harengus*. L'appareil de WEBER, constitué ici suivant le type général, serait une disposition secondaire. L'extension en arrière des espaces lymphatiques de la dure mère aurait provoqué ce recul de la vessie.

5° GYMNOTIDÉS. — La vessie natatoire des Gymnotes est divisée en deux parties, antérieure et postérieure, réunies par un canal long et étroit d'où part le canal pneumatique (REINHARDT [82]). Les connexions avec l'oreille, construite suivant le type général, furent signalées pour la première fois par BAR, en 1835.

Quelle est la signification morphologique des « osselets auditifs » des Poissons. WEBER les considéra comme homologues des osselets de l'ouïe des Mammifères et leur donna les noms de malleus, incus, stapes. BAR, HEUSINGER, DUVERNOY et CUVIER confirmèrent cette homologie.

ET. GEOFFROY ST-HILAIRE, en 1824, supposa que ces osselets étaient formés de pièces provenant des arcs supérieurs des trois premières vertèbres. AUGUST MÜLLER [64] et BAUDELOT [3], indépendamment l'un de l'autre, indiquèrent qu'ils provenaient des arcs supérieurs et inférieurs des vertèbres. Cette opinion fut confirmée dans ses grandes lignes par les recherches ultérieures de J. NUSBAUM [68]; SÖRENSEN [96]; BLOCH [7]; SAGEMEHL [91]; BRIDGE [13]; SIDORIAK [94]. Pour éviter toute confusion ultérieure, BRIDGE et HADDON modifièrent les noms donnés par WEBER aux osselets. Ils proposèrent « *scaphium* » au lieu de stapes, en raison de la forme en coquille de cet osselet; « *intercalarium* » au lieu d'incus, en raison de sa situation entre le stapes et le malleus; enfin « *tripus* » au lieu de malleus, en raison de ses trois appendices. Le nom de *claustrum* peut être conservé au quatrième osselet, qui ne peut être homologué à aucune formation semblable chez les Mammifères.

Si les auteurs sont d'accord pour déclarer que ces pièces osseuses proviennent des quatre premières vertèbres, la plus grande confusion règne, dans leurs conclusions, lorsqu'il s'agit de savoir de quelle pièce vertébrale chacun d'eux tire exactement son origine. C'est ainsi que le claustrum proviendrait, d'après SÖRENSEN, de l'os commissural de la 1re vertèbre, fermant en haut le canal médullaire; pour J. NUSBAUM et pour BRIDGE, de l'apophyse épinière de la 1re vertèbre; pour SAGEMEHL, de la partie occipitale du crâne; pour WRIGHT RAMSAY [106], de l'apophyse épineuse soudée à des cartilages, constituant un ensemble analogue aux os intercalaires des Sélaciens; enfin, pour BLOCH, le claustrum dériverait des cartilages situés entre l'arc et la moelle épinière.

Dans un travail récent, Mme CAROLINE REIS [83], d'après l'ensemble des recherches de tous ces auteurs et d'après les siennes propres, est arrivée aux conclusions suivantes: les claustra sont l'apophyse épinière de l'arc de la première vertèbre. Les stapedes représentent les branches de l'arc supérieur de la 1re vertèbre. Les incudes, lorsqu'ils ne sont pas rudimentaires, sont les branches de l'arc supérieur de la 2e vertèbre. Les mallei sont les branches de l'arc

inférieur de la 3e vertèbre : les uns les considèrent comme les apophyses transverses ; les autres, avec plus de vraisemblance, comme des côtes modifiées.

II. — Rôle des connexions de la vessie natatoire avec l'appareil acoustico-labyrinthique.

Quelle est la signification physiologique de ces connexions ? WEBER, qui les découvrit, pensa que la vessie natatoire jouait le rôle d'un organe de résonance qui renforcerait les vibrations sonores, transmises par l'eau aux flancs de l'animal, et que les osselets, ou, à leur défaut, les prolongements creux de la vessie, transmettaient à l'oreille ces vibrations ainsi amplifiées. Il vérifia que la compression, avec le doigt, de la vessie mettait en mouvement le système articulé des osselets et que l'on pouvait ainsi augmenter ou diminuer la pression des espaces périlymphatiques.

Ce rôle auditif de la vessie natatoire, admis par CUVIER, reproduit récemment par J. NUSBAUM et S. SIDORIAK, me paraît inadmissible. En effet, l'oreille des Poissons est limitée à l'oreille interne et cette simplicité paraît être en rapport avec la transmission plus parfaite du son par les milieux liquides que par les milieux aériens. Si la vessie était un organe de résonance, on ne comprendrait pas pourquoi ses connexions avec l'oreille ne se rencontrent que dans quelques groupes de Poissons, car, il est difficile d'admettre que les Poissons dépourvus de vessie soient frappés de surdité.

Cette hypothèse ne saurait d'ailleurs expliquer la division en deux lobes, dont l'antérieur plus élastique, qui caractérise la vessie des Poissons pourvus de l'appareil de WEBER. Frappé par cette disposition bilobée de la vessie, J. MÜLLER [66] échafauda, à ce sujet, une théorie lui attribuant un rôle hydrostatique. Cette théorie du refoulement alternatif, vulgarisée par MONOYER [59], soutenue récemment par JÆGER [50] repose, comme nous le verrons plus loin, sur une inexactitude anatomique, et se trouve contraire aux faits de l'expérience.

SAGEMEHL [90] fit nettement remarquer le rapport qui existe entre la présence des osselets de WEBER et la division en deux parties de la vessie. Il pensa que la vessie crâniale servait à transmettre au cerveau les variations de volume même très faibles de l'organe tout entier. J. MÜLLER [66] puis MONOYER [59] et CHARBONNEL-SALLE ont

fait voir, en effet, que la vessie crâniale jouissait d'une expansibilité et d'une élasticité plus grandes que la vessie caudale. Pour mettre en évidence ces propriétés du lobe crânial, ces auteurs produisaient à l'intérieur de la vessie une pression plus ou moins grande, ou la soumettaient à une diminution de la pression extérieure.

Afin d'étudier de plus près le phénomène, j'ai photographié une vessie de Tanche, à divers degrés de distension. J'ai pu constater que la vessie caudale, si elle n'est pas, comme le prétend JÆGER, absolument inextensible, se dilate beaucoup moins que la vessie crâniale. Celle-ci augmente de volume, surtout au niveau des deux saillies antérieures et latérales séparées par la sangle médiane fibreuse, saillies qui viennent précisément butter contre les extrémités postérieures des mallei.

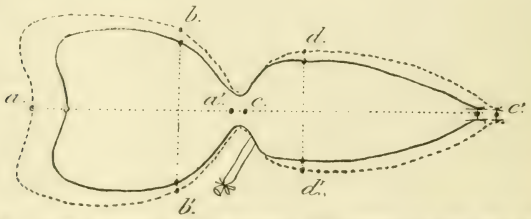


FIG. 4. — Dessin schématique représentant l'accroissement relatif des différents diamètres de la vessie natatoire.

J'ai mesuré, sur les épreuves photographiques, les quatre diamètres suivants (fig. 4).

1° diamètre longitudinal *a a'* de la vessie crâniale.

2° diamètre transversal *b b'* de la vessie crâniale.

3° diamètre longitudinal *c c'* de la vessie caudale.

4° diamètre transversal *d d'* de la vessie caudale.

Voici les résultats d'une expérience.

		1re pression	2e pression plus forte.	Accroissement
a a'	—	2c, 1	2c, 6	0, 50
b b'	—	1, 75	1, 9	0, 15
c c'	—	2, 95	3, 12	0, 17
d d'	—	1, 25	1, 36	0, 11

La vessie crâniale peut donc rendre le labyrinthe sensible, grâce à l'appareil de WEBER, à des variations de la pression extérieure très

faibles et telles qu'un organe, comme la vessie caudale, rendu rigide par des bandes fibreuses, serait incapable de les transmettre.

C. Hasse [45], en 1873, indiqua, le premier, que la vessie devait être considérée comme un organe barométrique, capable de renseigner le Poisson sur l'état de distension de sa vessie, état conditionné par la pression extérieure. Sagemehl [91] pensa que les variations perçues étaient moins celles de la hauteur de la colonne d'eau, que celles de la pression atmosphérique. L'appareil servirait donc à « renseigner » le Poisson, non pas sur la profondeur à laquelle il se trouve, mais sur les changements de la pression atmosphérique et, par suite, sur les changements du temps. Cette opinion se basait sur ce fait que la vessie des Loches, qui ne saurait en raison de son faible volume jouer un rôle hydrostatique, et qui se met directement en rapport avec la peau, paraît être un organe sensoriel, spécialement sensible aux variations de la pression atmosphérique. De fait, la Loche est communément désignée, en Allemagne, sous le nom de « Wetterfisch », poisson baromètre.

Après avoir examiné les différentes hypothèses relatives au rôle des connexions de la vessie avec l'oreille, Bridge et Haddon concluent que le plus légitime est de penser que la vessie transmet au labyrinthe ses variations de volume, en fonction du niveau de l'eau dans lequel se trouve le Poisson. C'est aussi l'opinion de Wright Ramsay [106].

Il ne s'agit jusqu'ici que de vues hypothétiques plus ou moins vraisemblables. Cependant, au point de vue théorique, une considération demeure indiscutable : la vessie aérienne subit passivement des variations de volume, conditionnées par les modifications de la pression extérieure, que celles-ci soient dues à la plus ou moins grande hauteur de la colonne d'eau ou aux variations de la pression barométrique; la pression qui agit sur la vessie est la pression totale, résultant de ces deux pressions élémentaires. Or, toute augmentation ou diminution de volume de la vessie comprime ou déprime les espaces périlymphatiques avec lesquels elle entre en connexion. Les changements de tension de ce milieu retentissent sur le labyrinthe membraneux, sans qu'on puisse dire quelle partie est plus particulièrement impressionnée par ces variations.

Il n'est pas possible de savoir si le Poisson est ou non « renseigné » sur l'état de tension de sa vessie ; mais il est permis de penser que les variations de volume du sac aérien sont le point de départ de

divers actes réflexes, dont l'étude peut être abordée expérimentalement.

Au cours de leurs recherches, F. Houssay et P. Bonnier [9] ont constaté que la ponction de la vessie des Cyprins produisait divers troubles réflexes : d'abord une sorte d'anxiété et de suractivité respiratoire ; d'autre part des troubles remarquables dans le maintien de l'attitude. Tandis que les troubles observés à la suite des lésions du labyrinthe n'apparaissaient qu'à l'occasion des mouvements de natation, ceux qui suivaient la ponction de la vessie compromettaient même l'équilibration passive.

Considérant les rapports étroits qui peuvent exister entre l'appareil de l'équilibration et les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire, organe jouant un rôle très important dans la station, la locomotion et l'attitude de l'animal, j'ai été amené à rechercher s'il n'y avait pas quelque connexion physiologique entre les impressions labyrinthiques et le fonctionnement du sphincter pneumatique.

Des expériences, que je relate plus loin, établissent que le relâchement de ce sphincter lors de la sortie des gaz, relâchement supprimé par l'anesthésie, ne se produit que si les rapports entre la vessie crâniale et le labyrinthe existent dans toute leur intégrité.

Pour rompre la communication entre la vessie natatoire et les osselets de Weber, j'enfonçais délicatement un stylet à extrémité renflée et arrondie, à travers les muscles perforés au préalable. Le point d'élection se trouve un peu en arrière de l'apophyse transverse de la troisième vertèbre et au point d'intersection de deux lignes : l'une, longitudinale, parallèle à la ligne latérale et passant par le centre de l'œil ; l'autre, perpendiculaire à la précédente et tangente au bord postérieur de la nageoire.

Avec un peu d'habitude, on arrive, après avoir contourné le rein, à sentir, sous le stylet, la vessie lisse et rénitente ; on dilacère ensuite la membrane nacrée de façon à déchirer et à isoler le faisceau qui la relie au malleus. L'opération, ayant été pratiquée d'un côté, est recommencée de l'autre et suivant la même méthode. Quelquefois, je faisais une incision dans les muscles, parallèlement à l'apophyse transverse de la troisième vertèbre ; je pouvais ainsi rompre, sous le contrôle de la vue, le faisceau unissant la vessie au malleus.

Avant d'être opéré, le Poisson était soumis à l'action de la machine pneumatique : je notais pour quelle diminution de pression

il commençait à expulser de l'air. Quelques jours après, lorsque le gaz était reformé dans la vessie, le Poisson était opéré, puis soumis un peu après à une nouvelle décompression : je notais à nouveau, à quel moment il expulsait les premières bulles de gaz. L'autopsie était pratiquée, aussitôt après l'expérience, pour s'assurer qu'aucun organe n'avait été lésé, pendant l'opération.

	Pression à laquelle commence le dégagement des bulles	*Différence*
Expérience 1.		
3 Mai : Tanche normale.....	4 °, 5	10 °.
6 Mai : Tanche opérée.....	14 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
Expérience 2.		
8 Juillet : Tanche normale....	5 °, 5	8 °.
11 Juillet : Tanche opérée.....	13 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
Expérience 3.		
9 Juillet : Tanche normale....	3 °, 3	9 °, 2.
13 Juillet : Tanche opérée.....	12 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
Expérience 4.		
13 Juillet : Tanche normale....	3 °, 2	8 °.
16 Juillet : Tanche opérée.....	11 °, 2	
Autopsie : opération réussie.		

Dans les expériences où la rupture du faisceau de la membrane nacrée n'était pas accomplie ou l'était incomplètement, la Tanche expulsait de l'air, avant et après l'opération, à des dépressions égales ou très voisines.

Dans une autre série d'expériences, je produisais, à l'intérieur de la vessie d'une Tanche vivante et non opérée, la pression maxima qu'elle pût supporter, sans expulser de l'air. L'expérience était recommencée, après opération. La pression était produite avec une seringue et mesurée par un manomètre à eau.

Expérience. — 12 Juillet. — Une Tanche supporte une pression de 52 centimètres d'eau (4 cent. de mercure) sans expulser de l'air. Si on élève la pression à 55 cent. le dégagement de bulles commence. Le Poisson est alors opéré comme précédemment. On peut ensuite

produire à l'intérieur de sa vessie une pression de 160 centimètres d'eau (12 c. de mercure) sans qu'une seule bulle ne soit expulsée. L'animal eût sans doute supporté une pression plus forte ; mais la hauteur du tube manométrique était limitée. Après la mort, l'air s'échappa en abondance par le canal pneumatique et la pression dans la vessie garda une valeur constante de 25 centimètres d'eau.

Le fonctionnement normal du sphincter pneumatique est donc lié à l'intégrité des connexions de la vessie crâniale avec le labyrinthe. L'augmentation de volume de la vessie paraît produire dans le labyrinthe, par l'intermédiaire des osselets de Weber, une excitation, qui détermine l'action inhibitrice et par suite le relâchement du sphincter.

Ce mécanisme, ainsi mis en évidence par l'expérience, ne définit sans doute pas toute la fonction de la vessie natatoire, considérée dans ses rapports avec le labyrinthe.

Dans un travail récent, S. Baglioni [2], qui n'a pas eu connaissance de mes recherches sur la fonction de l'appareil de Weber (1904), pense que la vessie est le point de départ de divers actes réflexes. Il rappelle que chaque fois que le Poisson, par suite d'une variation de volume de sa vessie, est attiré à la surface ou vers le fond, il lutte contre cette tendance par d'actifs mouvements de nageoires. Le point de départ de ces mouvements réflexes ne serait autre que la vessie natatoire elle-même, sorte d'organe sensoriel, dont les parois seraient le siège d'excitations, dues aux variations de volume de l'organe. « Ces excitations spécifiques, dit-il, déterminent par voie réflexe, vraisemblablement par le labyrinthe, des mouvements de natation réglés et coordonnés, qui ont pour but immédiat, de porter le corps du Poisson dans un niveau convenable ». Chez les Poissons, dont la vessie n'entre pas en relation avec l'appareil labyrinthique, les excitations nécessaires se produiraient au niveau des terminaisons nerveuses, que Deineka [27] a mis en évidence dans les parois de la vessie. Cette hypothèse de S. Baglioni paraît être très vraisemblable.

CHAPITRE IX

LA VESSIE NATATOIRE ET L'ATTITUDE DU POISSON.

Il convient d'étudier, d'une part, le rôle que la vessie natatoire peut jouer dans le maintien de la position normale du Poisson, en décubitus abdominal, et d'autre part quelle est l'influence de cet organe sur les changements d'attitude que présente le Poisson, lorsqu'il s'élève ou s'abaisse.

1° Maintien du décubitus abdominal. — On sait qu'un grand nombre de Poissons, lorsqu'ils sont morts, flottent à la surface, le ventre en l'air. Il semble donc que la vessie natatoire, allégeant la moitié inférieure du corps, tend à renverser sens dessus dessous le corps du Poisson et que ce dernier ne peut conserver son équilibre que par des mouvements légers, mais incessants de ses nageoires. C'est ce que montrent, en particulier, les expériences de Monoyer [59]. D'après cet auteur, les Poissons, dont toutes les nageoires ont été sectionnées, ou qui ont été paralysés par la section de la moelle, se retournent sur le dos et ne peuvent récupérer leur équilibre : « L'équilibre des Poissons est instable, dit-il, c'est-à-dire que leur centre de gravité est au-dessus du centre de poussée, lorsqu'ils sont dans le décubitus abdominal » ; aussi « le jeu des nageoires et, plus particulièrement de la caudale, est nécessaire au maintien du décubitus abdominal ». Monoyer eut soin de spécifier que ces conclusions n'étaient pas susceptibles de généralisation et ne valaient que pour les Poissons, sur lesquels il avait expérimenté (Ablette, Goujon, Gardon, Barbeau, Perche). Regnard [81] remarqua de même, qu'une Ablette, dont on a coupé les nageoires, arrive à la surface, le ventre en l'air, et conclut que l'équilibre du Poisson est peu stable. « On sait en effet, qu'un violent coup de queue peut le rompre et que le Poisson effrayé se retourne parfois, le ventre en haut, dans une fuite si rapide ». Marangoni [55] arrive à une conclusion analogue.

Il semble cependant qu'il faille distinguer deux cas. 1° Il est des Poissons chez lesquels la vessie occupe principalement la moitié

supérieure du corps. Le centre de gravité, ainsi abaissé, se trouve au-dessous du centre de figure et l'animal possède, de ce fait, un équilibre relativement stable. 2° Chez d'autres Poissons, la vessie allège surtout la moitié inférieure du corps ; le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée et le Poisson est alors en équilibre instable.

C'est ce que mettent en évidence les recherches expérimentales de A. Jæger [50]. Cet auteur étudie d'une part des Poissons chez lesquels la vessie occupant surtout la région dorsale du corps, le centre de gravité de l'animal est au-dessous du centre de poussée (Perche, Tanche, Goujon) et d'autre part des Poissons, chez lesquels, la vessie occupant surtout la moitié inférieure du corps, le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée (Brochet, Gardon).

A. Jæger constate que chez tous ces Poissons la section des nageoires horizontales n'amène pas de troubles marqués de l'équilibre ; mais si on y ajoute la section des nageoires verticales, y compris la nageoire caudale, les effets observés sont différents. Les Poissons du premier groupe (Perche, Tanche, Goujon) nageaient avec incertitude, mais pouvaient encore maintenir leur équilibre. Le Brochet inclinait l'axe de son corps tantôt à droite, tantôt à gauche ; la plupart du temps il restait sur le sol, appuyé sur ses moignons. Quant au Gardon, il se trouvait renversé, le ventre en haut, et se déplaçait dans cette situation anormale.

Il résulte de ces recherches que si, dans certains cas, la vessie tend à détruire l'équilibre du Poisson, elle contribue le plus souvent au maintien de cet équilibre, en allégeant la partie dorsale qui est la plus lourde. « La présence, dans la moitié supérieure, d'une cavité pneumatique d'un poids minime par rapport à son volume joue, en quelque sorte, le rôle d'un lest négatif. C'est un appareil d'allègement, qui fait redescendre le centre de gravité au dessous du centre de figure et assure à l'appareil flottant une stabilité relative, assez précaire d'ailleurs. » (P. Bonnier [9].)

2° Changements d'attitude du Poisson pendant la montée ou la descente.

Lorsqu'un Poisson s'élève, il se déplace obliquement, la tête dirigée vers la surface ; lorqu'il s'abaisse, il progresse, la tête dirigée vers le fond.

Frappé par l'existence, chez les Cyprins, d'une vessie divisée en deux lobes antérieur et postérieur, auxquels il attribuait la propriété

contractile (le lobe antérieur étant le plus extensible), J. MÜLLER [66] estima que cette disposition était en rapport avec les changements d'attitude de l'animal, au cours de ses déplacements.

« Ces particularités de structure, nous dit CHARBONNEL-SALLE, cette différence de propriétés physiques, ont suggéré, assez naturellement, il faut en convenir, l'idée d'un refoulement possible des gaz d'une loge de la vessie dans l'autre, soit par le jeu des fibres musculaires propres de la paroi (dont nous contestons absolument l'existence), soit par les muscles pariétaux du tronc. Ainsi, au gré du Poisson, tantôt la partie antérieure du corps, tantôt la postérieure seraient allégées ; de là, déplacements du centre de poussée sur l'axe antéro-postérieur et facilité plus grande à changer de direction. L'axe du corps ayant été par ce mécanisme, dirigé dans le sens voulu, les nageoires se chargent d'exécuter le mouvement de progression ».

MONOYER [58] contribua à vulgariser cette théorie, en publiant deux observations fortuites qui ne paraissent pas bien probantes. De l'aveu même de l'auteur, la démonstration n'est pas rigoureuse. « Je ne suis pas encore en mesure, dit-il, de donner une démonstration complète et irréfutable de cette proposition ». A. JEGER a récemment soutenu à nouveau la théorie de J. MÜLLER.

Cependant, CHARBONNEL-SALLE [18] démontra, à l'aide de la méthode graphique appliquée suivant le dispositif que j'ai déjà décrit en détail, le manque de fondement de l'hypothèse de J. MÜLLER. Il fit remarquer que l'absence de compression active de la vessie, lors des changements de niveau (ainsi que cela résulte de ses expériences), était contraire à l'idée d'un déplacement alternatif de la masse gazeuse d'arrière en avant ou réciproquement. De plus, lorsque les contractions des muscles des parois latérales se font sentir profondément et compriment la vessie, celle-ci se trouve pressée également dans toutes ses parties. Deux trocarts, enfoncés l'un dans le flanc droit, l'autre dans le flanc gauche d'une Tanche, font communiquer les deux loges de la vessie avec deux tambours à levier. Les secousses musculaires se traduisent, sur les deux graphiques, par des courbes de similitude absolue : « De forme tout à fait identique, ces secousses sont synchrones par leurs débuts, leurs sommets et leurs fins ».

Il faut donc rejeter l'hypothèse des déplacements actifs de la masse gazeuse : « ces prétendues actions adjuvantes de la locomo-

tion, dénuée de toute preuve positive, sont contraires aux résultats de l'expérience ».

D'ailleurs, les simples variations passives de volume que subit la vessie, lorsque le Poisson s'élève ou s'abaisse, peuvent faciliter le changement d'attitude que présente alors l'animal. J'ai déjà insisté, à plusieurs reprises, sur l'expansibilité et l'élasticité plus grande de la vessie crâniale. On comprend aussitôt que, pour une certaine augmentation de volume, l'augmentation partielle de la vessie crâniale est plus grande que celle de la vessie caudale ; de même, pour une diminution de volume donnée, la diminution porte surtout sur la vessie crâniale. La partie antérieure du Poisson est ainsi rendue plus légère quand celui-ci s'élève, plus lourde quand il s'abaisse. Mais ce sont là des variations passives qui résultent de la locomotion et ne la conditionnent pas.

CHAPITRE X.

FONCTION RESPIRATOIRE ET FONCTION PHONATRICE DE LA VESSIE NATATOIRE. — ABSENCE DE LA VESSIE NATATOIRE.

I. — Fonction respiratoire.

La vessie natatoire des Dipneustes et de quelques Poissons Ganoïdes *(Lepidosteus : Amia)* est adaptée à la respiration aérienne, à la façon d'un poumon. Une semblable adaptation paraît être tout à fait exceptionnelle chez les Téléostéens. Les anciens naturalistes attribuaient, cependant, volontiers à la vessie natatoire un rôle respiratoire : cette opinion fut avancée par Rondelet [88], Virelet, entre autres. Fischer [95] émit l'hypothèse que la vessie servait à séparer l'oxygène dissous dans l'eau, tandis que les branchies sépareraient ce gaz de l'eau elle-même. Nitsch *(Commentatio de respiratione animalium, Viterbergue)* soutint une opinion analogue. Ces vues hypothétiques n'ont plus qu'un intérêt historique.

D'après Jobert [51], la vessie natatoire de certains Téléostéens du Brésil (*Sudis gigas* Cuv. : *Erythrinus unitæniatus* Spix, *E. brasiliensis* Spix) servirait réellement à la respiration de l'animal. La ligature du canal pneumatique déterminerait en effet, la mort du Poisson par asphyxie.

J. Müller fit remarquer, avec juste raison, que la vessie natatoire, en raison de sa vascularisation, ne pouvait être considérée comme un organe respiratoire : « Le principal caractère d'un poumon est, dit-il, d'avoir des vaisseaux sanguins se divisant dans l'organe respiratoire, des artères qui, à l'inverse des autres artères du corps, contiennent un sang noir, tandis que les veines contiennent un sang rose. Ce n'est pas le cas chez le Polyptère. Les artères du sac naissent des veines de la dernière branchie, qui n'est qu'une demi branchie, les veines se jettent dans le foie....

» Les vessies celluleuses ne sont en aucune façon des poumons ; j'ai en effet trouvé, chez les Erythrins, que les vaisseaux se distinguent complètement des vaisseaux des organes respiratoires, que leurs

artères viennent des artères du corps et leurs veines retournent aux veines du corps.

» Il est par là établi, que les vessies natatoires, dans tous les cas, qu'elles soient celluleuses, comme celles des Reptiles, ou non, qu'elles aient leur ouverture dans le pharynx du côté du ventre, du dos, ou sur le côté, demeurent une vessie natatoire et que les poumons et les vessies natatoires sont anatomiquement et physiologiquement complètement distincts ».

La vessie est cependant parfois le siège de phénomènes respiratoires. A. Moreau [61] constata que des Cyprins, qui, ayant sauté hors d'un bassin, étaient morts à terre, offraient, dans leur vessie natatoire, une proportion de gaz carbonique supérieure à celle des autres Cyprins restés dans le bassin.

A. Moreau expérimenta sur des Perches. Les unes sont sacrifiées immédiatement par section de la moelle ; l'air de la vessie renferme 19 à 25 pour 100 d'oxygène. Les autres, placées dans une eau mal aérée et non renouvelée, meurent au bout de 24 heures : l'air de leur vessie renfermait 95 % d'azote : le reste était du gaz carbonique ; tout l'oxygène avait disparu.

Un *Labrus*, placé dans des conditions spéciales où la proportion d'oxygène s'élève environ à 80 % et au delà, est soumis à une asphyxie prompte en le plaçant dans une quantité d'eau qui lui permettait à peine de se mouvoir : la proportion d'oxygène qui persistait dans l'intérieur était encore de 56 % après la mort.

Jacobs [49] faisait vivre une anguille pendant un temps plus ou moins long hors de l'eau. D'après Hüfner, ce Poisson renferme normalement dans la vessie 44,7 % d'oxygène et 3,29 % de gaz carbonique. Une anguille, qui était morte après 36 heures de séjour dans l'air, avait une vessie complètement vide. L'auteur en conclut que la vessie aurait la signification fonctionnelle d'un réservoir de gaz respirable, utilisable en cas de nécessité.

D'ailleurs « les phénomènes d'hématose ou de respiration qu'on observe à la surface de la vessie natatoire ne se font pas, même dans les espèces les mieux douées, au point de vue de la circulation de l'organe, avec une très grande facilité ». Lorsque l'oxygène diminue beaucoup dans le sang, par suite de l'asphyxie, une partie du gaz oxygène de la vessie est résorbée. Mais cet oxygène, ayant été sécrété par le Poisson, à l'intérieur du réservoir gazeux, on peut dire qu'il vit aux dépens de sa propre substance. « Cette remarque,

ajoute A. MOREAU, suffit pour donner à cette fonction respiratoire son véritable caractère et dire qu'elle est accidentelle chez le Poisson ».

II. — Fonction phonatrice.

Les naturalistes ont depuis longtemps signalé l'existence de Poissons producteurs de sons. DUFOSSÉ [30], dans une série de communications à l'Académie des Sciences, signala divers mécanisme phonateurs et créa, pour désigner le phénomène, le terme d'*Ichthyopsophose*. Les recherches des auteurs qui suivirent, tels que SÖRENSEN [95]; HADDON [43]; MÖBIUS [57] MOSELEY [63] précisèrent nos connaissances sur ce point.

Il ne m'appartient pas d'étudier ici les différents bruits, réunis sous le nom de stridulation, qui n'ont aucun rapport avec la vessie natatoire. Ils se trouvent d'ailleurs étudiés dans les traités classiques. (T. W. BRIDGE, in the Cambridge natural history, p. 356).

Pour expliquer les « bruits de souffle » que produisent divers Poissons, tels que l'Anguille, la Carpe, la Loche, le *Silurus glanis* LIN, DUFOSSÉ admit que ces bruits étaient produits par le passage des gaz de la vessie à travers le canal pneumatique et la bouche. Cette explication me paraît inexacte. J'ai vu, maintes fois, les Cyprins expulser de l'air, dans diverses conditions, sans que cette expulsion s'accompagnât de la production d'aucun bruit. D'ailleurs, l'étroitesse de la lumière du canal ne laisse sortir les gaz que sous la forme de bulles très fines, qui se rassemblent dans le pharynx avant d'être expulsées.

Chez certains Poissons, ainsi qu'il résulte des recherches de DUFOSSÉ, de A. MOREAU, certains muscles en rapport avec la vessie produisent des sons, que la vessie natatoire renforcerait.

Chez l'*Auchenipterus nodosus* BLOCH, Siluroide de l'Amérique du Sud, certains muscles mettent en mouvement une pièce osseuse, jouant le rôle d'un ressort et relié à la vessie. Ils impriment ainsi à la vessie, par leur contraction et leur relâchement alternatif, un mouvement vibratoire.

Les vessies fonctionnant comme organe phonateur sont fréquemment pourvues de diverticules et de septa, qui paraissent destinés à renforcer les sons produits.

Quelquefois les muscles qui s'insèrent sur la vessie sont des

muscles des parois latérales du corps ou de la ceinture scapulaire (Lyres, Maigres, Ombrines).

A. Moreau étudia expérimentalement la production des sons, émis par les Trigles ou Grondins. La vessie natatoire des Trigles (*T. hirundo*) est munie de muscles striés épais et forts, innervés par « deux nerfs volumineux, naissant de la moelle épinière, au-dessous des nerfs pneumogastriques et tout près de la première paire dorsale. La membrane muqueuse de la vessie natatoire forme, en s'adossant à elle-même, un repli ou diaphragme, qui subdivise la cavité en deux cavités secondaires, communiquant entre elles, par une ouverture circulaire, analogue à l'ouverture pupillaire ». Ce diaphragme renferme des fibres musculaires lisses circulaires, disposées en sphincter et des fibres lisses radiées.

A. Moreau put reproduire les sons caractéristiques des Grondins en excitant, soit les nerfs qui se rendent à la vessie natatoire, soit directement les muscles de la vessie. L'extrémité postérieure de la vessie ayant été sectionnée, la galvanisation des nerfs ne produisait plus de sons ; mais on pouvait voir le diaphragme entrer en vibrations.

Je ne m'étendrai pas davantage sur ces mécanismes producteurs de son dont l'étude est devenue classique.

III. — Disparition de la vessie natatoire.

On sait que la vessie natatoire manque chez tous les Cyclostomes et les Sélaciens. Les diverticules œsophagiens, signalés par Mickulo Maclay (1867) chez des embryons de Sélaciens, revus par P. Mayer (1894), qui les observa même sur des *Mustelus* adultes, ne paraissent avoir que des rapports très hypothétiques avec la vessie natatoire.

Un assez grand nombre de Téléostéens sont, à l'état adulte, dépourvus de vessie natatoire. Des listes de ces Poissons sans vessie ont été publiées par De la Roche [28] ; H. Milne Edwards [56] ; Stannius [98] ; S. Baglioni [2]. Cette absence de vessie fut un argument que l'on opposa souvent à la théorie de Borelli (Gouriet). L'étude la plus intéressante consiste à rechercher quelles relations existent entre la disparition de la vessie natatoire et les conditions éthologiques dans lesquelles se trouvent les Poissons.

Certaines familles de Téléostéens sont entièrement dépourvues de vessie natatoire. Quelques autres (Scombridæ, Blenniidæ, Polynemidæ) renferment des genres pourvus de vessie, tandis que d'autres

en sont privés. Enfin, dans un même genre, les espèces peuvent se comporter différemment. C'est ainsi que deux espèces de Maquereaux, *Scomber colias* LIN. et *S. pneumatophorus* DE LA ROCHE ont une vessie natatoire, alors que le Maquereau commun (*S. scombrus* LIN.) ne possède pas cet organe.

S. BAGLIONI [2] a récemment soutenu que l'absence de vessie natatoire caractériserait les Poissons de fond, les Poissons « benthoniques » selon son expression, tandis qu'elle se rencontrerait chez les Poissons « nektoniques ».

Quelques Ichthyologues avaient déjà signalé cette relation entre l'absence de vessie et la vie des Poissons sur le fond de la mer : c'est ce qu'avaient remarqué F. DAY [26] en étudiant les Poissons de la mer des Indes et BRIDGE et HADDON au cours de leurs recherches sur les Silures. DAGUIN [25] avait déjà signalé, que « les Poissons qui rampent au fond des eaux n'ont pas de vessie natatoire, ou n'en ont qu'une très petite ».

Il y aurait quelques exceptions à cette règle. Le Thon a été longtemps considéré comme dépourvu de vessie ; mais il s'agit évidemment d'une erreur, car la vessie de cet animal a été décrite en détail par M. MALM dans sa « Faune du Bohnslän ». Le *Scomber scombrus* LIN., et l'*Orthagoriscus mola* BL. quoique pélagiques, ne possèdent pas de vessie natatoire.

On a pu établir, d'autre part, que maints Poissons, dépourvus à l'état adulte de vessie pneumatique, en possèdent une pendant leur jeune âge, alors qu'il ont une vie pélagique. Ces vessies natatoires destinées à subir une régression ont été signalées par CUNINGHAM [22] chez *Rhombus lævis* ROND., EHRENBAUM [32] chez des Pleuronectidæ ; THILO [99 chez les Soles et S. BAGLIONI [2] chez *Uranoscopus scaber* LIN.

CONCLUSIONS.

I. — La vessie natatoire est un organe, dont la forme et la structure présentent des variations étendues, suivant les fonctions auxquelles la vessie est adaptée.

II. — La vessie natatoire des Cyprins n'est pas contractile ; elle est, en effet, dépourvue de fibres musculaires.

III. — Le rôle hydrostatique de la vessie aérienne n'est pas de déterminer la locomotion du Poisson par des modifications *actives* de son volume. Ces modifications actives n'existent pas. La vessie subit, au contraire, des modifications de volume *passives*, conditionnées par les changements de la pression extérieure qui s'exerce sur elle. Il en résulte que la vessie a pour rôle : 1° de donner au Poisson la densité de l'eau, pour un certain niveau où se trouve son plan d'équilibre ; 2° de faciliter, par l'augmentation ou la diminution passives de son volume, la montée ou la descente du Poisson, lorsque celui-ci s'est écarté, par un mouvement initial, de son plan d'équilibre. Mais 3° elle crée pour le Poisson un danger ; car si l'animal s'est élevé à un niveau tel, que la force de ses nageoires ne puisse plus lutter contre l'allégement dû à la dilatation de sa vessie, il est condamné à continuer le mouvement commencé, jusqu'à ce qu'il soit arrivé à la surface où il demeure, énormément distendu et inerte.

IV. — La vessie est le siège de modifications de volume, actives, mais lentes. Le procédé est une augmentation ou une diminution de la quantité de gaz renfermé dans la vessie. Le niveau du plan d'équilibre du Poisson peut ainsi se déplacer.

V. — La vessie natatoire renferme les éléments de l'air atmosphérique, mais en proportion différente. Le fait le plus remarquable est la quantité, parfois considérable, d'oxygène. C'est, d'ailleurs, aux dépens de cet élément que se fait la régulation de la masse gazeuse. Toute augmentation de la quantité de gaz se fait par une *sécrétion d'oxygène* ; toute diminution, par une résorption de ce gaz. Les autres gaz ne pénètrent dans la vessie que par simple diffusion.

VI. — L'organe sécréteur d'oxygène est typiquement représenté par les corps rouges. Un corps rouge se compose d'un paquet vasculaire, disposé en réseaux admirables, et d'une portion de

l'épithélium vésical différenciée en glande gazeuse. Une autre formation vasculaire, l'Oval, serait l'organe de résorption de l'oxygène.

VII. — Le canal pneumatique sert à l'évacuation au dehors, des gaz en excès. Il est pourvu, chez les Cyprins, d'un sphincter, que j'ai décrit sous le nom de *sphincter pneumatique*. Par sa tonicité, ce sphincter ne permet la sortie des gaz que lorsque leur tension, dans la vessie, a atteint une certaine valeur. A ce moment se produit en effet une action inhibitrice qui commande le relâchement du sphincter et laisse les gaz s'échapper. J'ai démontré que le point de départ de cette action inhibitrice réflexe se trouve dans les excitations que produit au niveau du labyrinthe, par l'intermédiaire des osselets de Weber, l'augmentation de volume de la vessie. Le réflexe inhibiteur ne se produit plus quand le Poisson est anesthésié ou quand on a sectionné le faisceau qui relie la vessie natatoire aux osselets de Weber.

VIII. — La vessie natatoire est en relation, chez beaucoup de Poissons, avec l'appareil labyrinthique, soit par des prolongements creux, soit par les osselets de Weber. Les Poissons pourvus de ce dernier dispositif ont en général une vessie divisée en deux parties : une vessie crâniale, plus extensible et plus élastique, et une vessie caudale. La vessie crâniale, apparue secondairement, est une partie différenciée spécialement, en rapport avec la transmission au labyrinthe, par les osselets, des variations même très faibles de la pression à l'intérieur de la vessie. La signification de cet appareil n'est pas encore complètement élucidée. Il semble servir à déterminer divers actes réflexes. J'ai mis en évidence, chez les Cyprins, le rôle qu'il joue dans l'ouverture du canal pneumatique.

IX. — La vessie occupe tantôt la région dorsale, tantôt la région ventrale du corps. Dans le premier cas, elle allège principalement la moitié supérieure du corps, le centre de gravité se trouve alors au-dessous du centre de poussée : l'équilibre est stable (Perche). Dans le second cas, elle allège la moitié inférieure du corps et le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée, l'équilibre est instable (Gardon). — Le Poisson s'élève la tête dirigée en haut et s'abaisse la tête dirigée en bas. Cette orientation n'est pas due, comme on l'avait admis, à un refoulement actif de l'air d'une vessie dans l'autre (Cyprins), car ces vessies ne sont pas susceptibles d'être

activement comprimées. Le phénomène paraît être facilité par les variations passives que subit le volume de l'organe lorsque le Poisson change de niveau. Ces variations, étant en effet plus considérables au niveau de la vessie crâniale plus élastique, allègent ou alourdissent la moitié antérieure du corps plus que la postérieure.

X. — La vessie natatoire ne remplit pas une fonction respiratoire, au sens propre du mot. En cas d'asphyxie, le Poisson peut simplement résorber en totalité ou en partie l'oxygène contenu dans sa vessie.

XI. — La vessie pneumatique, chez certains Poissons, renforce à la manière d'un organe de résonance, les vibrations produites par les contractions rapides de muscles, groupés en appareils plus ou moins compliqués. Elle sert ainsi à la production des sons qu'émettent ces animaux.

XII. — Certains Poissons sont dépourvus de vessie natatoire. Sauf de rares exceptions, ce sont tous des Poissons de fond, qui restent pendant toute leur vie adulte sur le fond de la mer ; ces Poissons n'ont jamais la densité de l'eau, quel que soit le niveau auquel ils se tiennent. Les jeunes, qui ont une vie pélagique, possèdent une vessie qui régresse, par manque d'usage, lorsque l'animal gagne le fond de la mer.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. ARTEDI (PETR.). — Ichthyologia, sive opera omnia de Piscibus. Lugduni Batavorum, 1738.
2. BAGLIONI (S.). — Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. (*Zeitschr. f. allgem. Physiol.*), 1908, VIII, 80 p.
3. BAUDELOT (M.-E.). — De la détermination des pièces osseuses, qui se trouvent en rapport avec les premières vertèbres, chez les Cyprins, les Loches et les Silures. (*C. R. Ac. Sc.*), 1868, p. 330-334.
4. BERLACH. — Symbola ad anatomiam vesicæ natatoriæ piscium. Königsberg, 1834.
5. BERGMANN (C.) et LEUCKART (R.) — Vergleichende Anatomie und Physiologie. Stüttgart, 1851.
6. BIOT. — Mémoire sur l'air contenu dans la vessie natatoire des Poissons. (*Mém. de la Soc. d'Arcueil*), 1807, I, 252.
7. BLOCH (L.). — Schwimmblase, Knochenkapsel u. Weberscher Apparat von Nemachilus barbatulus, Gunther. (*Jen. Zeitschr. fur Naturuiss.*), 1900, 1-61.
8. BOHR (C.). — Sur la sécrétion de l'oxygène dans la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1892, CXIV, 1560-1562.
9. BONNIER (P.). — Sur les fonctions statique et hydrostatique de la vessie natatoire et leurs rapports avec les fonctions labyrinthiques. (*C. R. Soc. Biol.*), 1895, II.
10. BORELLI. — De motu animalium ex uniquo principio statico deducta. Lugduni Batavorum, 1685.
11. BOYLE (R.). — (*Philosophical Transactions for the year*, 1675-79), X, p. 310.
12. BRIDGE (W.). — The Air-Bladder in certain Siluroid Fishes. (*Birmingham, Phil. Soc. Proc.*), 1888, V, 6.
13. BRIDGE (W.). — The Air-Bladder and its connexion with the auditory organ in Notopterus borneensis. (*Journ. of the Linnean Soc.*), 1900, XXVII, 503.
14. BRIDGE (W.) et HADDON. — Contribution to the Anatomy of Fishes. I. The Air-Bladder and Weberian ossicles in the Siluroid fishes. (*Philos. Transact. of the Roy. Soc.*), 1889-1893.
15. BRODBELT. — On the Elastic Fluid contained in the Air-Vessels of Fish. (*Nicholson's Journ. of. Nat. Phil.*), 1797, I, 264.
16. BYKOWSKI (L.) et NUSBAUM (J.). — Beiträge zur Morphologie des parasitischen Knochenfishes Fierasfer, Cuv. (*Bull. de l'Acad d. Scienc. de Cracovie*), 1904.
17. CHARBONNEL-SALLE (L.). — Sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. (*C. R. Ac. Sc.*), 1887, V. 104.
18. CHARBONNEL-SALLE (L.). — Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1887, (7), II, 305-331.

19. Coggi (A.). — Intorno ai corpi rossi della vesica natatoria di alcuni Teleostei. (*Mitteil. aus. d. zoolog. Station zu Neapel*), 1887, VII, 381.

20. Configliachi. — Sull' analisi dell' aria contenuta nella vesica natatoria dei Pesci. Pavie, 1809.

21. Corning. — Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in den Schwimmblasen der Teleostier. (*Morph. Jahrb.*), 1888, XIV.

22. Cuningham (J.-T.). — A treatise on the common sole (*Solea vulgaris*). Plymouth, 1890.

23. Cuvier. — Rapport fait à la classe des sciences physiques et mathématiques, sur le mémoire de M. Delaroche, relatif à la vessie aérienne des Poissons. (*Ann. Mus. Hist. Nat.*), 1809.

24. Czermak (J.-N.). — Vorläufige Mittheilungen uber die Schwimmblase von *Esox lucius*. (*Zeitschr. f. wissensch. Zool.*), 1850, II, 121-123.

25. Daguin (P.-A.). — Traité élémentaire de Physique. Paris et Toulouse, 4e édit., 1878, I, 132.

26. Day (F.). — On the Air-Bladder of Fishes. (*The Zoologist.*), 1886, 97.

27. Deineka. — Zur Frage über den Bau der Schwimmblase. (*Zeitschr. f. wissensch. Zool.*), 1905, LXXVIII, 149.

28. Delaroche. — Observations sur la vessie aérienne des Poissons. (*Ann. Mus. Hist. Nat.*), 1809, XIV, 184.

29. Dufossé. — De l'Ichthyopsophie ou des différents phénomènes physiologiques, nommés voix des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1858, XLVII, 916.

30. Dufossé. — De l'Ichthyopsophose ou des différents phénomènes physiologiques, nommés voix des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1866, LXII, 978.

31. Dugès (A.). — Traité de Physiologie comparée, II, 132.

32. Ehrenbaum (E.). — Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. (*Wissensch. Meeresunters. usw., neue Folge*), II, Heft 1.

33. Emery (C.). — Fierasfer. Monographie. (*Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*), 1880.

34. Erman. — Untersuchungen uber das Gas in der Schwimmblase der Fische. (*Ann. der Physik, von Gilbert*), 1808, XXX, 113-130.

35. Fischer. — Versuch uber die Schwimmblase der Fische, in-8°, 1795.

36. Fourcroy. — Observations sur le gaz contenu dans la vessie natatoire de la Carpe. (*Annal. de Chimie*), 1790, I, 47.

37. Geoffroy St-Hilaire (Et.). — Description de l'Egypte, Hist. Natur., 1809, I, 31.

38. Geoffroy St-Hilaire (Et). — Des usages de la vessie aérienne des Poissons. (*Annal. du Museum*), 1809, XIII, 460-464.

39. Gmelin (F.). — Commentaires de la 13e édit. du *Systema naturæ* de Linné, 1789, I, 1127.

40. Gouriet (E.). — Du rôle de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*), 1866 (5), VI, 369-382.

41. Guyénot (E.). — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés, in-8°, 1904, 40 p., 2 Pl.

42. Guyénot (E.). — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés (*C. R. Soc. Biol.*), 13 mai 1905, LVII, 794.

43. Haddon. — Der Schallaparat eines zirpenden Fisches. (*Journ. Anat. and Phys.*), 1881, XV, 322 (Analyse in Kosmos, X, 140).

44. Harting (P.). — Le Physomètre, nouvel instrument pour la détermination de volumes variables d'air ou d'autres corps, surtout de la vessie natatoire des Poissons. (*Archives Néerlandaises*), 1872, VII, 289-327.

45. Hasse (C.). — Beobachtungen uber die Schwimmblase der Fische. — Das Gehörorgan der Fisches. (*Anatom. Studien*), I, 1873.

46. Heusinger. — Bemerkungen uber das Gehorwerkzeug des Mormyrus cyprinoides, Gastroblecus compressus und Pimelodus synodontis. (*Meckel's Archiv. f. Anat. u. Phys.*), 1826, 324-327.

47. Holmgren (E.). — Beitrage zur Morph. der Zelle. II. Anatom. Hefte, 1904, XXV.

48. Hufner (H.). — Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasenorgane. (*Archiv. Anat. Phys., Phys. Abth. de* Du Bois Reymond), 1892, II, 54-80.

49. Jacobs. — Ueber die Schwimmblase der Fische. Inaug. dissert. Tubingen, 1898.

50 Jæger (A.). — Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Inaug. dissert. Leipzig, 1903.

51. Jobert. — Recherches anatomiques et physiologiques pour servir à l'histoire de la respiration chez les Poissons. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*), 1878, (6), VII, 7 p.

52. Koelreuter (J.-T.). — Descriptio Cyprini rutili, quem Halawel Russi vocant, historico-anatomica. (*Novi. Comment. Petropolitani*), 1770, XV, 494-503, I pl.

53. Leydig (F.). — Einige histologische Beobachtungen uber den Schlammpeitzger (*Cobitis fossilis*). (*Muller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1853, 3-8.

54. Leydig (F.). — Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre (*Müller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1854.

55. Marangoni. — Fonctions de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1880, XC, 1293.

56. Milne-Edwards (H.). — Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée, 1858, II, 372.

57. Möbius (K.). — Balistes aculeatus, ein trommelnder Fisch. (*Sitzungsber. Akad. d. Wiss. Berlin*), 1889, 999-1006.

58. Monoyer (M.). — Étude de l'équilibre et de la locomotion chez les Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1866, LXII, 847.

59. Monoyer (M.). — Recherches expérimentales sur l'équilibre et la locomotion des Poissons. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1866, (5), VI, 5-15.

60. Morat (J.-P.) et Doyon (M.). — Traité de Physiologie, 1900, IV, 61.

61. Moreau (A.). — Sur l'air de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1863, LVII. — Plusieurs notes in (*C. R. Ac. Sc.*, de 1863 à 1876).

62. Moreau (A.). — Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1876 (6), IV, 85 p., 2 pl.

63. Moseley. — Notes by a Naturalist on H. M. S. « Challenger ». London, 1879, 51.

64. Müller, August. — Beobachtungen z. vergleich. Anatomie der Wirbelsäule. (*J. Muller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1853.

65. Müller, Johannes. — Von den Blutgefässkörpern der Schwimmblase. (*Abhandl. d. Berliner Akademie*), 1839.

66. Müller, Johannes. — Untersuchungen ueber die Eingeweide der Fische. (*Abhand. d. Berliner Akademie*), 1843.

67. Needham. — Disquisitio anatomica de formato fœtu. Amsterdam, 1668.

68. Nusbaum (J). — Ueber das anatomische Verhältnis zwischen das Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. (*Zool. Anz.*), 1881, IV, 552-556.

69. Nusbaum (J.) et Reis (Mme C.) — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des s. g. Ovals, in der Schwimmblase der Fische. (*Bull. Acad. d. Sciences, Cracovie*), Déc. 1905, 778-784.

70. Nusbaum (J.) et Sidoriak (S.). — Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei dem Schleimbeiszer (*Cobitis fossilis*). (*Anatom. Anzeig.*), 1899, XIV, 209-223.

71. Owen (R.). — Anatomy of Vertebrates. London, 1866, I, 497.

72. Perrault (C.). — Œuvres de physique et de mécanique, 1721, II, 382.

73. Petit. — Histoire de la Carpe. (*Mém. Ac. Sc.*), 1733, 197-222, 6 pl.

74. Preston (C.). — A general idea of the structure of the internal parts of fishes. (*Philos. Transact.*), 1895-97, XIX, 419.

75. Priefer. — Uber die Funktion der Schwimmblase. Berlin, 1892.

76. Provencal et Humboldt. — Recherches sur la respiration des Poissons. (*Mém. Soc. Arcueil*), 1809, II, 400.

77. Quekett. — On a peculiar arrangement of blood-vessels in the Air-Bladder of fishes; with some remarks on the evidence they afford of the function of that organ. (*Trans. of the microscop. Soc. of London*), 1844, I, 99.

78. Rathke. — Bemerkungen uber die Schwimmblase einiger Fische. Beitrage Z. Geschichte d. Tierwelt, 1827.

79. Ray (J.). — Letter containing some consideration on the conjecture about the swimming bladders in fishes. (*Philos. Transact.*), 1675, X, 349-351.

80. Redi (F.). — De animalculis vivis, quæ in corporibus animalium vivorum reperientur observationes; latinas fecit P. Coste. Amstelodami, 1708, 26 pl.

81. Regnard. — Sur l'action statique de la vessie natatoire des Poissons (*C. R. Soc. Biol.*), 1895, II.

82. Reinhardt. — Uber die Schwimmblase in der Familie Gymnotini. (*Arch. f. Naturgesch.*), 1854, I, 167-184.

83. Reis (Mme C). — Contribution à la morphologie des ossicules de Weber et de la vessie natatoire chez le *Siluroides nebulosus*. (*Bull. Akad. d. Sc., Cracovie*), 1905, 220-228, 1 pl.

84. Reis (Mme C.) et J. Nusbaum. — Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische, zugleich ein Beitrag zur Trophospongienfrage. (*Anatom. Anzeig.*), 1905, XXVII.

85. Reis (Mme C.) et J. Nusbaum. — Weitere Studien zur kenntnis des Baues und der Funktion der Gasdruse und des Ovals in der Schwimmblase der Knochenfische (*Ophididæ, Percidæ*). (*Anatom. Anzeig.*), 1906, XXVIII, 177-191, 2 pl.

86. Richard (J.). — Sur les gaz de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1895, CXX, 745.

87. Ridewood (W. G.). — The Air-Bladder and Ear of British Clupeoid Fishes. (*Journ. of Anat. and. Phys.*), 1892, XXVI, 26-42.

88. Rondelet. — De piscibus marinis. Lugduni, 1554.

89. Rosenthalius. — Ichthyotomische Tafeln. Berlin, 1812. (Taf. I, fig. 2-7).

90. Sagemehl (M.). — Beitrage zur vergleichenden Anatomie der Fische. (*Morph. Jahrb.*), 1885, X.

91. Sagemehl (M.). — Beitrage zur vergleichenden Anatomie der Fische. (*Morph. Jahrb.*), 1891, XIV et (*Morph. Jahrb.*), 1895.

92. Schneider (G.-I.). — In Pet. Artedi. Synonymia piscium, sive historia piscium naturalis et literaria ; auct. J. B. Schneider. Leipzig, 1789.

93. Schultze (F.-E.). — Die Lungen und die Schwimmblase der Fische. (*Stricker's Lehre von den geweben des Menschen und der Thiere*), 1871, I.

94. Sidoriak (S.). — Przycz. do kwestyi wzajemnego stozunku organu sluchu i pecherza plawnego u ryb piskorzowatych i karpiowatych. (*Kosmos*), 1900. (Appareil auditif et vessie natatoire de la Loche et de la Carpe).

95. Sorensen (W.). — Om Lydorganer hos Fiske. En physiologisk og comparativ. anatomisk Undersogelse. Kjobenhavn, 8°, 1884, 256 p., 4 pl.

96. Sorensen (W.). — Om Forbeninger i Swommblaeren, Pleura og Aortas Vaeg og Sammensmeltning, samt de saakaldte Weberske Knoglers morphologi. (Sur les ossifications de la paroi de la vessie natatoire, de la plèvre, et de l'aorte et leur fusion avec la colonne vertébrale, surtout chez les Siluroides et sur la morphologie des ossicules de Weber). (*Vid. Selsk. Skrifter, Kjobenhavn*), 1890, VI, 67-152, 3 pl. (Résumé en français).

97. Spallanzani. — Cité d'après H. Milne Edwards. Leçons de Physiologie et d'Anatomie comparée, II, 257.

98. Stannius. — Zootomie der Fische.

99. Thilo (O.). — Das Schwinden der Schwimmblasen bei den Schollen. (*Zool. Anz.*), 2 avril 1907, XXI.

100. Traube-Mengarini (Mme). — Ueber die Gase in der Schwimmblase der Fische. (*Archiv. f. Anat. Phys., phys. Abtheil.*), 1889.

101. Treviranus. — Uber die Verrichtung der Schwimmblase bei den Fischen. Bremen, 1817.

102. Vincent et Barnès. — On the structure of the red glands in the swimm-bladder of certain fishes. With a note on their possible function. (*Journ. Anat. and. Physiol.*), London, 1896, XXX.

103. Weber (E.). — De aure et auditu hominis et animalium. Pars I, de aure animalium aquatilium. Leipzig, 1820 ; Pl. III à X.

104. Wiedersheim. — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, 1883.

105. Willughby (F.). — De historia Piscium, libri IV.... cum appendice historias et observationes in supplementum operis collatœ complectente. Totum opus recognovit, coaptavit, supplevit J. Ray. Londin., 1743.

106. Wright (R.) Ramsay. — The relationship between the Air-Bladder and auditory organ in Amiurus. (*Zool. Anz.*), 1884, VII, 248-252.

PLANCHE III.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

(Les dessins sont réduits de 1/2).

Fig. 1. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche, au voisinage de l'orifice vésical. Obj. 3. Oc. 2. — *a*, épithélium ; *b*, tissu conjonctif ; *c*, fibres élastiques circulaires.

Fig. 2. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche pratiquée suivant la ligne 3-4 de la figure 4 (dans le texte). Obj. 3, Oc. 2. — *d*, tissu conjonctif ; *e*, fibres élastiques circulaires ; *f*, fibres musculaires striées circulaires ; *g*, fibres musculaires striées longitudinales.

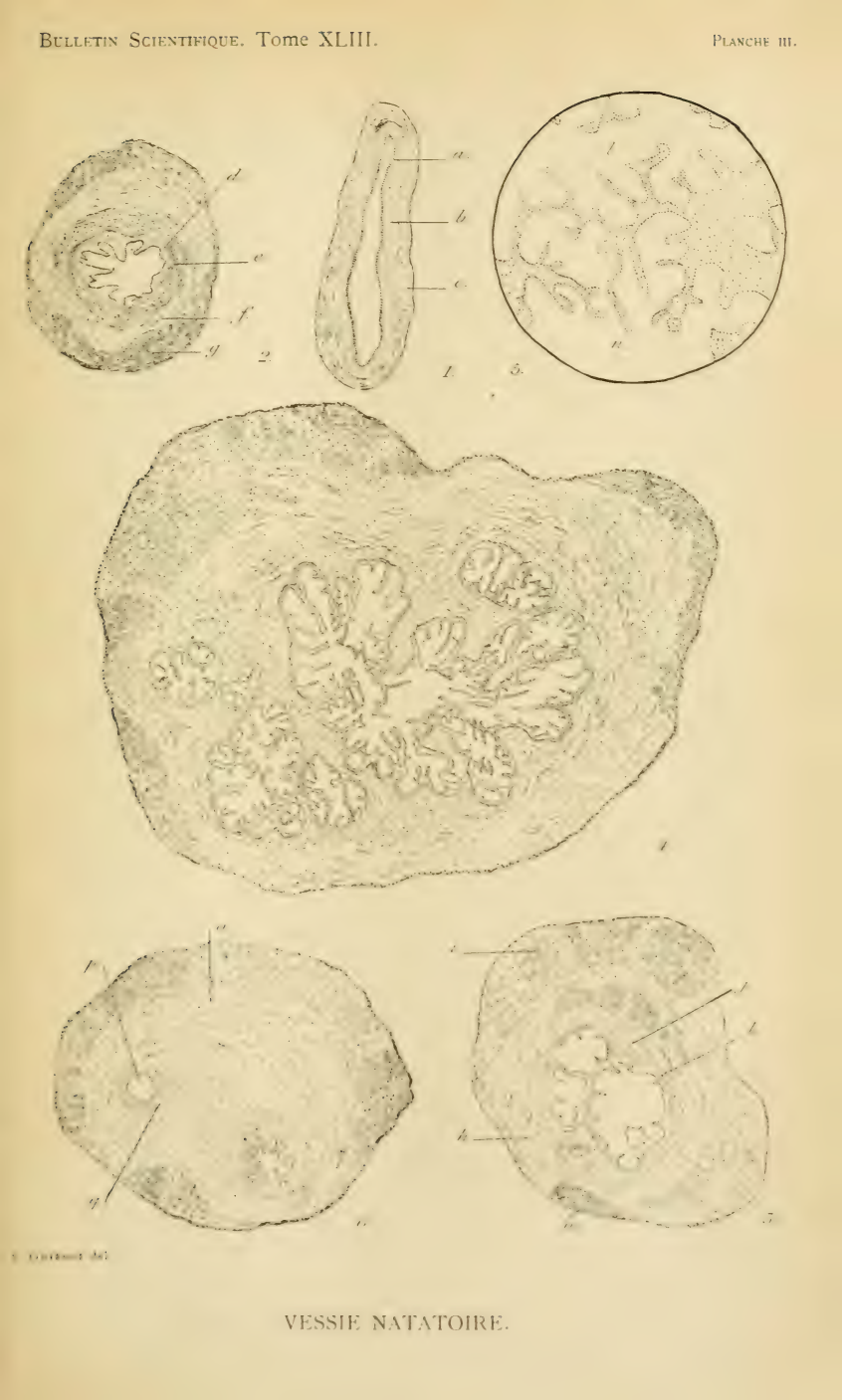
Fig. 3. — Coupe transversale du renflement œsophagien (canal pneumatique de la Carpe). Obj. 3, Oc. 2. — *k*, tissu conjonctif ; *j*, fibres musculaires lisses ; *h*, fibres musculaires striées circulaires ; *i*, fibres musculaires striées longitudinales ; *m*, section d'un nerf (branche du rameau intestinal du pneumogastrique).

Fig. 4. — Coupe transversale du renflement œsophagien (canal pneumatique de la Tanche), pratiquée suivant la ligne 1-2 de la figure 4 (dans le texte). Obj. 3. Oc. 2. On voit la lumière du canal divisée en nombreuses lumières secondaires.

Fig. 5. — Une partie de la muqueuse du canal pneumatique ; on voit de nombreuses villosités et une cloison muqueuse séparant la lumière du canal en deux lumières secondaires *l* et *n*. — Obj. 5 ; Oc. 2.

Fig. 6. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche, au niveau du renflement œsophagien. Obj. 3 ; Oc. 2. La lumière du canal s'est divisée en deux canaux, dont l'un (*p*) se termine plus loin en cœcum et constitue donc un simple diverticule ; *q*, fibr s élastiques circulaires ; *o*, fibres musculaires striées circulaires.

Lille Imp. L. Danel.



VESSIE NATATOIRE.

H. DAUDIN.

TRAVAUX ET PROBLÈMES

RELATIFS A

LA PARTHÉNOGÉNÈSE ARTIFICIELLE.

Le présent article ne repose pas sur une étude expérimentale directe de la Parthénogénèse artificielle. Il ne peut prétendre, par conséquent, apporter aucune vue nouvelle sur la nature, la marche ou les conditions des processus qui y sont impliqués, ni énoncer aucun jugement sur la valeur des théories déjà émises. Il ne veut être qu'une revue des principaux travaux parus sur la question, jusqu'au début de 1909, et un essai de classification méthodique des problèmes qui sont posés par ces recherches. Ce travail de pure révision a paru être justifié moins encore par le nombre, pourtant assez considérable, des articles et des mémoires publiés sur le sujet, depuis une dizaine d'années, que par les différences souvent très importantes qui existent entre eux quant au choix des matériaux et à l'orientation de la recherche. Il est probable, en effet, que ces différences d'objet et de méthode expliquent, en partie, la divergence des théories. Pour éviter qu'un temps trop long ne soit perdu en polémiques ou en contradictions provoquées par des malentendus, il peut n'être pas inutile de montrer que la même série de faits, connue sous le nom de Parthénogénèse artificielle, pose en réalité des groupes de questions multiples et bien distincts.

I. *TRAVAUX ANTÉRIEURS A 1900.*

Comme il arrive souvent lorsque le progrès des connaissances scientifiques a préparé les chercheurs à concevoir un sujet d'études et a fourni les moyens de l'aborder expérimentalement, la Parthénogénèse artificielle n'a pas été la découverte d'un seul, mais de plusieurs. Les premiers faits, puis, un peu plus tard, l'intérêt

général de ces faits semblent avoir été aperçus à peu près simultanément et, sans doute, indépendamment, par divers biologistes.

C'est ainsi que, dès 1885, TICHOMIROFF, ayant vérifié [1] qu'il est possible d'accélérer, par des « excitations » convenablement choisies, le développement des œufs *fécondés* du ver à soie (*Bombyx mori*), eut l'idée d'essayer l'efficacité des mêmes procédés sur des œufs *non fécondés*, et réussit, en les plongeant, par exemple, dans de l'acide sulfurique concentré, pendant un temps très court, à provoquer une segmentation susceptible d'atteindre un stade relativement avancé [2].

Peu de temps après, DEWITZ annonçait, dans une courte note, que des œufs non fécondés de *Rana fusca*, placés dans une solution de sublimé, subissaient un commencement de segmentation [3].

Mais surtout, dès 1887, OSCAR et RICHARD HERTWIG, étudiant l'action de toute une série d'agents chimiques sur l'œuf d'oursin (*Strongylocentrotus lividus*) *avant* la fécondation, signalent la formation instantanée d'une membrane sous l'action du chloroforme et ajoutent : « L'expérience que nous venons de citer est intéressante, parce qu'elle montre que le détachement (*Abhebung*) d'une membrane peut être provoquée, non seulement par l'excitation physiologique normale du spermatozoïde de la fécondation, mais encore par des excitations chimiques convenables [4] ».

---

(1) Après DUCLAUX, de qui les expériences, antérieures à 1876, sur les moyens d'accélérer l'éclosion des « graines » de ver à soie ont été rappelées par GIARD ('94) et CAULLERY ('04).

(2) L'expression même de *Parthénogénèse artificielle* paraît avoir été employée pour la première fois par TICHOMIROFF ('86). Il signale cependant ('02) que BOURSIER (v. DUMÉRIL, '47) dès 1847, a vu ou cru voir des œufs non fécondés de ver à soie se développer sous l'action de la lumière. — Il convient d'ajouter, d'ailleurs, que la signification des résultats de TICHOMIROFF a été assez affaiblie par l'étude que NUSSBAUM ('99), reprenant le travail ancien de SIEBOLD ('56), a refaite de l'ensemble de la question de la Parthénogénèse chez *Bombyx mori*. NUSSBAUM conclut, en effet : 1° qu'il peut y avoir, indépendamment de toute excitation artificielle, un développement parthénogénétique d'un tant pour cent très faible d'œufs non fécondés, n'atteignant d'ailleurs qu'un stade peu avancé ; 2° que ni le pourcentage des œufs qui se développent, ni les caractères du développement ne semblent être modifiés très fortement par les procédés de TICHOMIROFF.

(3) ROUX ('88) a répété les expériences de DEWITZ et a jugé qu'il avait pris pour une segmentation de simples phénomènes de coagulation.

(4) Dans le même article, les auteurs indiquent que, si on fragmente l'ovule par agitation mécanique, il peut arriver que les fragments, même non nucléés, soient fécondés par un spermatozoïde : fait qui est devenu, plus tard, le point de départ des études sur la *mérogonie*.

Un peu plus tard, O. Hertwig ('90) est amené, au cours de la même série de recherches, à se proposer de vérifier l'indication donnée par Greeff ('76) relativement à un développement parthénogénétique spontané des ovules d'étoile de mer : il obtient des résultats variables suivant les localités, résultats qui sembleraient devoir conduire à envisager l'hypothèse d'une influence de variations inconnues dans la composition chimique de l'eau de mer. Il annonce, enfin, une étude de son frère sur le « développement d'œufs *non fécondés* sous l'influence de réactifs ».

Parmi les circonstances qui s'opposent, cependant, à ce que l'idée d'un développement provoqué par des procédés chimiques soit conçue dès lors dans toute sa netteté par les morphologistes allemands, on peut signaler l'autorité dont jouit, à cette époque, la théorie de Weismann sur la non-expulsion du deuxième globule polaire par les œufs parthénogénétiques. Préoccupés de cette notion qu'ils s'efforcent de contrôler, les auteurs dont nous venons de parler ne songent pas à considérer les conditions chimiques comme étant des facteurs immédiats des phénomènes observés : le globule polaire que l'ovule est censé retenir demeure, pour eux, le véritable agent du développement (1).

Cependant les faits vont s'accumulant. Reprenant et étendant l'indication donnée par les Hertwig, Herbst ('93₁) signale que la formation de la membrane chez l'œuf d'oursin non fécondé peut être obtenue non seulement par le chloroforme, mais par l'essence de girofle, la créosote, le xylol, le toluol, le benzol. La moins nuisible de ces substances est le benzol. Si la concentration à laquelle on l'emploie est faible, l'agitation mécanique aide à la formation de la membrane. Il étudie le phénomène avec soin et en donne une interprétation nettement physico-chimique, concluant que le spermatozoïde, en tant que tel, n'a pas de rôle propre dans la formation de la membrane. — Dans des travaux ultérieurs, comparables, pour la précision, aux célèbres recherches de Raulin sur la composition du milieu nutritif de l'*Aspergillus*, Herbst détermine l'influence de toute une série d'éléments chimiques simples sur le développement de l'œuf d'oursin *fécondé* : il indique l'intérêt que présentent certains de ses résultats par rapport à la théorie de la

(1) De ce point de vue est conçu, notamment, le travail morphologique de Brauer sur la Parthénogénèse naturelle ('93).

descendance, — en tant que témoignages de la possibilité d'une variation brusque ('93_2, '95).

Enfin, en 1896, R. Hertwig publie son travail sur le développement des œufs d'oursin *non fécondés* qui ont été soumis à l'action d'une dose faible de strychnine (0, 1 % dans l'eau de mer), pendant 1/2 heure à 3 heures (ou, accidentellement, à une agitation mécanique prolongée). Il insiste, d'ailleurs, sur le caractère pathologique des processus observés; il les étudie avec détail au point de vue cytologique et cherche à définir leur signification par rapport aux problèmes généraux de la biologie cellulaire: rôle du centrosome, du noyau, etc.; mais il ne paraît pas se préoccuper beaucoup de savoir si des processus de ce genre ne pourraient pas devenir le point de départ d'un développement plus voisin de l'allure normale et plus prolongé. Il signale, cependant, l'intérêt de recherches qui pourraient être orientées vers une connaissance plus précise du mode d'action de la strychnine, ou vers la détermination d'agents physiques ou chimiques pouvant « fournir des conditions expérimentales analogues, peut-être même plus favorables encore ».

C'est avec un esprit bien plus dégagé des théories morphologiques régnantes que les biologistes américains se trouvaient conduits, vers la même époque, à observer des faits du même ordre. — Depuis quelques années, Morgan avait constaté que des œufs *fécondés*, placés dans de l'eau de mer à laquelle a été ajoutée une certaine quantité de NaCl, montrent dans leur protoplasma des gouttes claires, réfringentes. — D'autre part, Loeb, dès 1892, avait signalé que des œufs d'oursin ainsi traités, quand on les remet, au bout de 2 ou 3 heures, dans l'eau de mer ordinaire, au lieu de suivre le cours normal de la segmentation en 2, 4, etc., blastomères, se divisent *immédiatement* en un plus ou moins grand nombre de cellules: 8, par exemple, ou davantage ('92). — Partant de là, Morgan cherche à voir si les structures étoilées que fait apparaître l'action de NaCl ne seraient pas de véritables équivalents physiologiques des astrosphères de la division cellulaire, et, pour s'en assurer, il opère, non seulement sur des œufs *fécondés*, mais aussi, accessoirement, sur des œufs *non fécondés* d'oursin (*Sphaerechinus*) et d'Ascidie (*Phallusia mamillata*). Ses premières conclusions sont d'ailleurs négatives en ce qui concerne l'aptitude présumée de ces « astrosphères artificielles » à fonctionner comme agents de divisions cellulaires régulières; mais il insiste sur leur ressemblance morphologique étroite avec les

astrosphères de la division normale et conclut qu'en tous cas la formation de la structure radiée de ces dernières ne peut être considérée comme étant due à une action spécifique du centrosome du spermatozoïde. Il ne pense pas, d'ailleurs, que les « astrosphères artificielles » soient un produit direct de l'action des sels : elles représentent plutôt, d'après lui, une réaction vitale du protoplasma de l'œuf à un stimulus externe ('96).

En Amérique également, MEAD montre que l'addition d'une très faible quantité de KCl à l'eau de mer (1/4-1/2 °/₀) permet à l'ovule de *Chaetopterus* d'accomplir ses mitoses de maturation ('98₁).

Dans ces travaux, le problème de la Parthénogénèse artificielle est déjà implicitement traité [1] ; mais deux grandes séries de recherches, très distinctes, paraissent avoir beaucoup aidé les biologistes à en dégager les termes et la portée véritable.

1° *Etudes sur la mérogonie.* — BOVERI, dès 1889, MORGAN, un peu plus tard ('95), avaient montré qu'un fragment d'ovule *dépourvu de noyau* peut être fécondé par un spermatozoïde et donner lieu, sous son action, à une segmentation régulière, aboutissant à une larve de forme bien caractérisée : phénomène dont l'étude a été reprise depuis par DELAGE, qui lui a donné ('99₁) le nom de *mérogonie* [2]. — En 1898, ZIEGLER ('98₁) expose que, si on sépare en deux, en les comprimant délicatement contre un fil, des ovules d'oursin dans lesquels vient de pénétrer le noyau du spermatozoïde, de manière à avoir, dans l'un des deux fragments, le noyau du spermatozoïde, et, dans l'autre, celui de l'ovule, — non seulement le fragment qui contient le pronucléus mâle se divise à peu près régulièrement (mérogonie), — mais celui qui contient le pronucléus

---

(1) Quoique la nature de leurs matériaux et celle des processus observés rangent les travaux de botanique expérimentale en dehors des limites strictes de notre sujet, il convient de rappeler ici que KLEBS avait déjà montré, à cette époque, qu'on peut, en modifiant convenablement le milieu physico-chimique, obtenir à volonté, chez certaines Algues (*Hydrodictyon, Spirogyra*) soit la multiplication asexuée, soit la reproduction sexuelle ('89, '96).

(2) Ces expériences ont soulevé l'intéressante question de savoir si les caractères spécifiques des larves *hybrides* obtenues avec un fragment non nucléé d'ovule d'une espèce et un spermatozoïde d'une autre espèce sont ceux de l'espèce maternelle, qui a fourni le cytoplasma, ou ceux de l'espèce paternelle, qui a fourni le noyau. La solution d'abord adoptée par BOVERI ('89, '95), qui consistait à admettre que le noyau seul détermine les caractères spécifiques, ne semble pas pouvoir être maintenue, du moins en ce qui concerne les premiers stades du développement. (V. LOEB, *Dynamique des phénomènes de la vie*, p. 325 et 350 de la traduction française).

femelle ne reste pas non plus inactif : on peut y constater toute une succession de disparitions et de reconstitutions alternatives du noyau, suivant, avec un certain retard, les mitoses du fragment mâle. D'autre part, ZIEGLER insiste sur la formation d'une membrane autour du fragment mâle : rapprochant ses observations des résultats obtenus par les HERTWIG avec le chloroforme et avec la strychnine, il déclare qu'on peut attribuer ces phénomènes à un « stimulus du développement » (*Entwicklungsreiz*) fourni par le spermatozoïde et incline à admettre que ce « stimulus » « repose sur une substance chimique, qui pénètre dans l'ovule avec le spermatozoïde et s'y répand ensuite ». Ses conclusions, toutefois, sont dominées par la notion du rôle essentiel des centrosomes dans la division cellulaire, et favorables à l'hypothèse de leur permanence en tant qu'organes distincts, théorie combattue par MORGAN.

Des expériences du genre de celles de ZIEGLER amenaient à faire une distinction d'une importance capitale pour la biologie générale. Elles montraient, en effet, que la « fécondation » ordinaire comprend en réalité deux phénomènes bien distincts, à savoir : 1° la conjugaison des pronucléus mâle et femelle, qui a pour conséquence la formation d'une série de noyaux porteurs des caractères héréditaires des deux parents ; 2° une action subie par le protoplasma de l'ovule, et de laquelle résulte la mise en marche du processus de la segmentation, — action qui normalement est exercée par le spermatozoïde, mais qui apparaissait, dès lors, comme indépendante de la conjugaison et comme devant être d'ordre physico-chimique, c'est-à-dire relativement simple [1]. De là à essayer d'obtenir un développement en traitant l'ovule par des agents chimiquement définis, il n'y avait qu'une distance assez faible, et qui devait être d'autant plus rapidement franchie que d'autres expériences permettaient d'espérer, en ce sens, un résultat positif.

2° *Etudes sur les facteurs physico-chimiques du développement.* — Nous avons déjà signalé, plus haut, les travaux de LOEB ('92) sur le mode de segmentation des œufs fécondés traités par NaCl, ceux de HERBST ('95) sur l'influence des éléments chimiques sur le

---

[1] Distinction sur laquelle a souvent insisté GIARD, en rappelant que le premier phénomène seul doit être considéré comme caractéristique d'une *fécondation* véritable ('01, '03$_1$, '04$_1$). LOEB (*Dynamique des phénomènes de la vie*, X^e leçon, p. 321 et suiv.), précise dans le même sens la portée de ses expériences de Parthénogénèse artificielle.

développement. — Dans un autre travail ('95₂), Loeb montre que la présence de l'oxygène paraît être nécessaire à la segmentation d'œufs fécondés d'oursins ou de certains poissons (*Ctenolabrus, Fundulus*). — En 1898, il essaye de voir si les alcalis et les acides, ayant une action connue sur les oxydations chimiques, n'exerceraient pas une influence de même sens sur le développement d'œufs fécondés d'oursins (*Arbacia*) ou de poissons (*Fundulus*) : il trouve que les alcalis, qui favorisent les oxydations, semblent aussi, si on les emploie en faibles quantités, accélérer le développement, tandis que les acides ont une action nuisible, et il conclut que des différences locales d'alcalinité ou d'acidité pourraient être un des facteurs chimiques de la différenciation.

La découverte de la Parthénogénèse artificielle est née, en quelque sorte, de la rencontre qui se préparait ainsi entre l'analyse physiologique de la fécondation et l'étude physico-chimique des facteurs du développement.

En 1899, Morgan, poursuivant ses études sur les phénomènes cytologiques provoqués par les sels, constate que des œufs *non fécondés* d'oursin *(Arbacia punctulata)*, laissés pendant une 1/2 heure environ dans une solution de 100 c. c. d'eau de mer + 2 c. c. de NaCl ou de $MgCl_2$, puis replacés dans l'eau de mer normale, s'y divisent assez régulièrement. Si le séjour dans la solution indiquée a été plus prolongé, on obtient, après le retour dans l'eau de mer ordinaire, la division immédiate en plusieurs « pièces », déjà décrite par Loeb. Morgan signale, en outre, la formation d' « astrosphères artificielles » dans des œufs non fécondés d'autres Echinodermes *(Echinarachnius parma)*, de Némertiens *(Cerebratulus lacteus)*, de Géphyriens *(Sipunculus gouldii)*, montrant ainsi la généralité du phénomène. Surtout il étudie minutieusement, sur du matériel fixé, la structure et l'évolution de ces astrosphères, et conclut à leur homologie avec les astrosphères normales, à la formation *de novo* d'un centrosome au point de rencontre des rayons. En somme, le travail de Morgan vise surtout à éclaircir les problèmes de la division cellulaire : le caractère pathologique de la segmentation provoquée par les sels reste pour lui très marqué, et il ne paraît pas se préoccuper beaucoup de chercher jusqu'à quelle limite maximum elle pourrait être conduite. Il pose, cependant, en terminant, la question de savoir dans quelle mesure l'action de la solution saline sur l'œuf non fécondé peut être comparée à celle du spermatozoïde,

et, après avoir rappelé les observations de ZIEGLER, de BOVERI, de R. HERTWIG, explique qu'il ne faut pas prendre la découverte d'un *stimulus* physico-chimique pour une « explication mécanique » du développement : les processus observés dépendant, avant tout, de la « structure vitale » de l'œuf, et tout ce que prouvent les expériences, c'est que beaucoup de stimulus extérieurs peuvent provoquer ces réactions (99).

Ce qui fait, au contraire, l'originalité de LOEB dans l'étude de la question, c'est que sa croyance à la possibilité d'une analyse physico-chimique de la vie l'a conduit immédiatement à voir dans la Parthénogénèse artificielle ce qu'elle peut offrir de plus intéressant pour la biologie générale : c'est-à-dire une technique permettant d'avancer expérimentalement dans l'étude des facteurs physico-chimiques du développement. D'une façon plus précise, LOEB avait conçu, en s'appuyant sur d'autres expériences [1], une hypothèse d'après laquelle les ions métalliques de différents sels (K, Na, Ca, Mg), pourraient former avec les albuminoïdes du protoplasma des combinaisons chimiques lâches : à la substitution d'un métal à un autre dans ces combinaisons correspondraient certains changements de propriétés ou certaines réactions de la substance vivante. Appliquant cette idée à l'œuf non fécondé, il voulut voir s'il n'était pas possible de l'amener à se développer par l'action spécifique de certains sels. Ses expériences, il le dit lui-même, « ne confirmèrent pas cette supposition dans toute son étendue » : il trouve pourtant et il annonce, dès octobre 1899, puis, avec plus de détails, en avril 1900, que les œufs *non fécondés* d'*Arbacia*, si on les laisse de 1/2 heure à 2 heures dans une solution du type suivant :

$$50 \text{ c. c. } Mg\,Cl_2 \frac{20}{8} n + 50 \text{ c. c. eau de mer,}$$

peuvent se développer, après retour dans l'eau de mer, en *blastulas* de forme régulière et même en *pluteus* normaux, — la durée totale du développement et de la vie des embryons pouvant atteindre 3 jours.

C'est de ces travaux de LOEB que date, incontestablement, l'intérêt pris par les biologistes et par le public scientifique aux recherches sur la Parthénogénèse artificielle ; mais c'est aussi à partir d'eux que la

(1) Expériences portant, notamment, sur les contractions rythmiques des méduses *(Gonionemus)*, le développement des œufs des poissons (*Fundulus*), etc. (V. *Untersuchungen über künstl. Parthenog.*, art. III et IV, et *Dynamique*, p. 95-104 et 144-166).

question s'est singulièrement compliquée et qu'il sera utile, pour en suivre le développement, de la décomposer en plusieurs problèmes distincts.

II. *LE FAIT EXPÉRIMENTAL.*

Avant d'entrer, cependant, dans l'exposé de ces problèmes et des travaux qui s'y rapportent, il paraît nécessaire d'indiquer en deux mots comment la *technique* des expériences de Parthénogénèse artificielle permet d'écarter, avant toute discussion, les doutes qu'on pourrait être tenté de concevoir sur la *réalité* même du *fait*. Cette technique, telle qu'elle a été observée et décrite, avec de très légères variantes, par presque tous les travailleurs, est fort simple ; elle comprend essentiellement : 1° des précautions aussi efficaces que possible contre une fécondation accidentelle des ovules (contamination par les spermatozoïdes) : isolement immédiat et séjour prolongé (pendant 12 ou 24 heures) de chaque femelle dans l'eau de mer, lavage énergique (pendant quelques minutes) de la partie du corps contenant les ovules à l'eau distillée, avant de l'ouvrir ; stérilisation préalable des mains de l'expérimentateur et de ses instruments ; emploi d'eau de mer stérilisée dans toute la suite des expériences ; 2° la comparaison suivie des résultats de chaque série d'expériences avec ceux d'une *expérience de contrôle*, portant sur des ovules de la même femelle et les maintenant d'un bout à l'autre dans des conditions aussi exactement semblables que possible à celles des autres expériences, sauf l'intervention du facteur qui est jugé caractéristique de ces dernières (solutions pures de sels, etc.). Il est clair que si, dans des expériences suffisamment étendues et satisfaisant toutes à cette double condition, on a obtenu constamment un *pourcentage* de développements notablement plus élevé de la part des œufs traités artificiellement que de la part des œufs non traités, on a le droit de conclure à l'efficacité des réactifs ou des procédés employés et par conséquent à la réalité de la Parthénogénèse artificielle, quitte à rencontrer dans son interprétation, toutes les difficultés que nous signalerons plus loin.

Or la technique que nous venons de décrire, principalement d'après Loeb (′00$_3$, ′00$_4$, ′01$_1$, ′02$_5$) [1] paraît avoir été, dans ses

[1] Voir ces articles réunis dans les *Untersuchungen über k. P.* : V, p. 109-112 ; VI, p. 149-153 ; VIII, p. 168-171 ; X, p. 267-269, et suiv. — Cf. Delage ′02$_3$, p. 216.

grandes lignes, celle de tous les expérimentateurs dont il nous reste à analyser les travaux, et même si quelques-uns d'entre eux s'étaient, sur tel ou tel point, départis tant soit peu de sa rigueur, le nombre des résultats concordants est aujourd'hui si grand qu'on peut affirmer que les erreurs qui auraient pu se glisser ainsi dans leurs expériences ne sont pas de nature à vicier, dans des proportions appréciables, l'ensemble des données dont nous disposons.

III. *LE PROBLÈME ZOOLOGIQUE,*

A) *La Parthénogénèse artificielle chez les Échinodermes.* — Les Echinodermes (étoiles de mer et oursins) offrent, pour des expériences du genre de celles de Loeb, des avantages évidents : séparation des sexes, abondance d'ovules capables de maturation et de développement pendant une grande partie ou même, dans certaines régions, pendant la presque totalité de l'année, possibilité de les recueillir dans les glandes génitales elles-mêmes et par conséquent de réduire au minimum les chances de contamination par les spermatozoïdes, etc..

On comprend, dans ces conditions, que ce soit sur ces animaux qu'aient porté les expériences qui, presque immédiatement après la publication des premiers résultats de Loeb, ont mis hors de doute la possibilité d'obtenir un développement par des moyens physico-chimiques. Le premier en Europe, Giard, dès mai 1900 ('00_1), annonce qu'il a obtenu, avec une solution analogue à celle de Loeb, une segmentation peu prolongée et souvent irrégulière d'œufs non fécondés d'étoiles de mer (*Asterias rubens*). Presque en même temps, les résultats de Loeb sont confirmés sur l'oursin (*Echinus microtuberculatus*), par Prowazek ('00). Parmi les résultats négatifs qu'il n'est pas étonnant de rencontrer dans des expériences de ce genre, on peut signaler ceux de Boveri ('01) qui, opérant, en 1900, à la Station zoologique russe de Villefranche, ne réussit à obtenir de Parthénogénèse artificielle ni chez *Strongylocentrotus*, ni chez *Sphaerechinus*. Herbst, au contraire, reprend et confirme, dès 1901, les expériences de Loeb, tout en différant d'avis avec lui sur l'interprétation d'une partie des faits observés. Enfin, dès la même époque, Delage, un grand nombre d'autres auteurs, accumulent les résultats positifs.

Dans ces conditions, il n'y aurait pas lieu d'insister sur la polémique

passionnée de VIGUIER, d'Alger, contre LOEB et ses élèves, si le travail expérimental de cet auteur ne l'avait conduit à mettre en lumière un fait important, qui n'infirme pas, comme il l'a cru pendant quelque temps, la réalité de la Parthénogénèse artificielle, mais qui doit entrer en ligne de compte dans son interprétation. D'après ses observations, plusieurs des genres d'oursins représentés à Alger (*Sphaerechinus, Toxopneustes, Arbacia*) peuvent donner lieu, — assez irrégulièrement d'ailleurs et dans des conditions mal définies, mais sans traitement expérimental spécial, — à un développement parthénogénétique « naturel », qui aboutit à l'apparition de grands *pluteus*, de taille très caractéristique : fait qui, comme l'a remarqué GIARD, doit être rapproché des observations analogues de GREEFF sur *Asterias rubens* et peut suggérer les mêmes interprétations (variations locales ou saisonnières dans la composition chimique de l'eau de mer des différentes régions). Quoi qu'il en soit, VIGUIER lui-même a reconnu « que l'on peut considérer l'action des réactifs comme hors de doute » ; mais il estime que cette action n'est efficace que parce qu'elle s'ajoute à une tendance naturelle au développement parthénogénétique, tendance qui correspondrait, d'après lui, à des modifications internes dans la formation et la maturation des ovules, et apparaîtrait en réponse à des conditions de milieu inconnues (telles que, peut-être des différences de température) ($'01_1$ et $'03_1$).

Que faut-il penser de la question, très complexe, des *rapports de la Parthénogénèse artificielle et de la Parthénogénèse naturelle* chez les Échinodermes, telle qu'elle est posée par ces recherches ?

En ce qui concerne, tout au moins, l'étoile de mer, la fréquence des développements parthénogénétiques « naturels », c'est-à-dire indépendants de tout emploi *conscient* d'un réactif ou d'un procédé quelconque, n'est contestée par personne. Signalée par DELAGE ($'01_3$ et $'02_3$) chez *Asterias*, par LOEB ($'03_2$ et $'04_1$) [1] chez *Asterias* et chez *Asterina*, elle doit être rapprochée de l'extrême efficacité que possèdent, sur l'étoile de mer, les procédés les plus simples de la Parthénogénèse artificielle, tels que l'agitation mécanique (v. p. 317) : il est clair que si l'on tient compte des conditions des expériences, les

[1] *Untersuch. über k. P.*, XX. p. 386, et XIII, p. 289 : LOEB admet explicitement, dans ce dernier article, que les œufs des étoiles de mer « peuvent se développer en larves normales sans intervention *extérieure* appréciable » et que le rôle des interventions expérimentales consiste simplement à « augmenter le nombre des œufs » capables de se développer.

deux séries de faits apparaissent comme reliées par des transitions absolument continues [1].

En ce qui concerne, au contraire, l'oursin, DELAGE, sur le *Paracentrotus* de Roscoff, LOEB, sur l'*Arbacia* de Wood's Hole (Atlantique) ou le *Strongylocentrotus purpuratus* de Pacific Grove (Pacifique) n'ont jamais constaté qu'un développement parthénogénétique naturel tout à fait nul ou véritablement insignifiant. Mais il n'en est certainement pas de même pour toutes les régions ni pour toutes les formes. A la suite des résultats de VIGUIER, un élève de LOEB, LYON ('03), en reprenant, à Naples, l'étude de la question, a constaté chez les *Arbacia* (*pustulata*) de cette station une grande tendance à la Parthénogénèse naturelle : il lui est arrivé fréquemment de voir, sans aucun traitement déterminé, 80 ou 90 % des œufs en observation atteindre des formes allant depuis le stade 2 jusqu'à celles de *morulas* irrégulières, sans jamais donner cependant, de larves ciliées normales. Les mêmes œufs, traités par les procédés de la Parthénogénèse artificielle, lui fournissaient un tant pour cent, assez faible d'ailleurs, de larves actives et de *pluteus* normaux [2].

Dans ces conditions, la tendance, — variable suivant les milieux et les saisons, — de beaucoup d'Échinodermes à la Parthénogénèse « naturelle » et l'action positive des réactifs de la Parthénogénèse artificielle peuvent être considérées comme étant l'une et l'autre établies. Mais il ne faut pas oublier : 1° que la réalité de cette tendance paraît être, dans certains cas, et notamment dans plusieurs de ceux qui ont donné lieu aux recherches les plus importantes (*Strongylocentrotus* de LOEB, *Paracentrotus* de DELAGE), à peu près impossible à vérifier par l'observation : elle ne peut être admise, par rapport à ces cas, que par hypothèse et il ne serait pas légitime, par conséquent, de l'opposer aux résultats des expériences ; 2° que si l'on considère le grand nombre des facteurs qui peuvent intervenir dans les conditions où a été étudiée la Parthénogénèse naturelle des Échinodermes et qui ont été reconnus, d'autre part, comme étant des agents de la Parthénogénèse artificielle (agitation : MATHEWS '01,

---

[1] DELAGE, pour cette raison, refuse de considérer comme « artificiel » le développement provoqué par une agitation mécanique légère : il n'y a là, évidemment, qu'une simple question de terminologie.

[2] LOEB vient d'indiquer tout récemment et sous réserves ('09$_3$, p. 153) qu'un Clypéastroïde de Pacific Grove lui paraissait être susceptible d'un développement parthénogénétique *spontané*.

etc. chaleur de 34°: SCHÜCKING '03; acide carbonique: DELAGE '02 et autres auteurs, etc.), il peut paraître légitime de considérer la première comme un cas spécial et mal étudié de la seconde, en ajoutant toutefois que l'une et l'autre dépendent évidemment, non seulement des facteurs externes, mais aussi de l'état intérieur de l'ovule.

B) *La Parthénogénèse artificielle dans l'ensemble du règne animal.* — Le phénomène étant ainsi défini, ne représente-t-il qu'une particularité propre à un groupe zoologique limité ? ou peut-on le retrouver, et avec quel degré de netteté, dans une partie plus ou moins étendue ou dans l'ensemble du règne animal ?

Le tableau I résume, à cet égard, les résultats obtenus par des recherches qui, depuis dix ans, ont porté sur des représentants de presque tous les grands groupes de Métazoaires : on y a indiqué, en outre, les principaux cas de Parthénogénèse « naturelle » observés chez ces groupes, en laissant de côté, bien entendu, tous ceux où elle est *normale* et en se bornant à ceux où elle apparaît comme « accidentelle » ou *irrégulière*, c'est-à-dire comme dépendant, probablement, de conditions analogues à celles de la Parthénogénèse artificielle.

Des ÉCHINODERMES, — parmi lesquels les deux grandes classes des STELLÉRIDES et des ÉCHINIDES sont toujours restées le sujet privilégié des études sur la Parthénogénèse artificielle, — les recherches de LOEB et de ses élèves se sont étendues aux VERS (POLYCHÈTES, GÉPHYRIENS), puis aux MOLLUSQUES (GASTÉROPODES). Quoique l'interprétation de plusieurs des résultats obtenus dans ces deux derniers embranchements comporte, comme nous allons le voir, des réserves importantes, il est cependant hors de doute qu'un développement parthénogénétique véritable a pu être obtenu chez certains de leurs représentants ; parmi les travaux qui l'établissent avec le plus de précision, nous citerons : pour les POLYCHÈTES, celui de BULLOT sur *Ophelia*, celui de SCOTT, sur *Amphitrite ;* pour les GÉPHYRIENS, celui de LEFEVRE sur *Thalassema ;* pour les MOLLUSQUES (LAMELLIBRANCHES), celui de KOSTANECKI sur *Mactra*. En ce qui concerne, enfin, les VERTÉBRÉS, BATAILLON a décrit, il y a plusieurs années, la segmentation parthénogénétique artificielle de certains POISSONS (*Petromyzon*) et BATRACIENS (*Rana*).

En revanche, d'autres embranchements, soit à cause de difficultés

Tableau I

Parthénogénèse naturelle « accidentelle » et Parthénogénèse artificielle dans les principaux groupes de Métazoaires.

Formes zoologiques	Parth. nat. accidentelle: stade maximum atteint	Parthénogénèse artificielle: stade maximum atteint.	Auteur et date de l'observation (station)
CŒLENTÉRÉS:			
Hydroméduses:			
Gonionemus	.....	résultats négatifs	Loeb '01 (Wood's Hole).
NÉMERTIENS:			
Cerebratulus lacteus	.....	astrosphères artificielles	Morgan '99.
ÉCHINODERMES:			
Stellérides:			
Asterias rubens	gastrulas ciliées, actives (Greeff)	stade 16	Giard '00 (Wimereux).
— *glacialis*	segmentations ; blastula (O. Hertvig)	bipinnaria ?	Delage '02 (Roscoff).
		stade voisin de la métamorphose	— '04 (—).
		forme adulte	— '08 (—).
— *forbesii*	segmentations (Loeb)	blastula	Loeb '00 (Wood's Hole).
		gastrula avancée; bipinnaria	Mathews '01 (—).
Asterina	segmentations (Loeb)	dévelopt lent; larves anormales.	Loeb '05 (Pacific Grove).
Échinides:			
Arbacia	pluteus (Viguier)		
— *punctulata*	.....	commenc. de segmentation	Morgan '99.
		— —	Mathews '00 (Wood's Hole).
— ?	.....	pluteus	Loeb '00 (—).
— *pustulata*	morulas (Lyon)	larves ciliées, nageant	Lyon '03 (Naples).
Echinus microtuberculatus	.....	gastrulas, pluteus	Prowazek '00.
Toxopneustes	pluteus (Viguier)		
— *variegatus*	.....	pluteus	Wilson '01 (Beaufort).
Strongylocentrotus franciscanus	néant (Loeb)	blastulas, pluteus	Loeb '00 (Pacific Grove).
Strongylocentrotus purpuratus	— —	— —	— —
Paracentrotus (1) *lividus*	néant (Delage)	larves	Delage '01 (Roscoff).
— —	.....	— , qq. pluteus	Lyon '03 (Naples).
— —	.....	forme adulte	Delage '08 (Roscoff).
Sphaerechinus	pluteus (Viguier)		
— *granularis*	.....	larves	Lyon '03 (Naples).
Echinarachnius parma	.....	astrosphères artificielles	Morgan '99.
Holothurides:			
?	.....	qq. larves pathologiques	Lyon '03 (Naples).
VERS:			
Polychètes:			
Podarke	.....	stade 2	Loeb '01 (Wood's Hole).
— *obscura*	.....	larves non segmentées	Treadwell '02.

(1) Sur les changements récemment apportés à la taxonomie de cette forme, qui de *Strongylocentrotus l.* est devenue *Paracentrotus l.*, voir Delage, '08.

Formes zoologiques	Parth. nat. accidentelle: stade maximum atteint	Parthénogénèse artificielle stade maximum atteint.	Auteur et date de l'observation (station)
Nereis limbata	dévelopt rudimentaire (FISCHER)	larves segm. plus ou moins régulièrt, parmi d'autres non segmentées	LOEB, etc. '01. FISCHER '03.
Polynoe		—	LOEB '07 (Pacific Grove).
Chaetopterus	commenc. de segmenta LOEB	pseudo-trochophores, non segmentées	LOEB '01 (Wood's Hole).
— *pergamentaceus*		— , très exceptionnellt, véritables trochophores	LILLIE '02 (—).
Ophelia		blastulas, segmentées	BULLOT '04.
Amphitrite		larves segmentées ?	FISCHER '02.
—		segmenta pouvant aller jusqu'au début de la gastrula; autres larves ciliées, mais non véritab' segmentées	SCOTT '06.
GÉPHYRIENS:			
Thalassema mellita		trochophores, segmentées	LEFÈVRE '07 (Beaufort).
Phascolosoma		stade 30 à 60	LOEB '01 (Wood's Hole).
Sipunculus gouldii		astrosphères artificielles	MORGAN '99.
MOLLUSQUES:			
GASTÉROPODES:			
Lottia gigantea		larves segmentées	LOEB '03 (Pacific Grove).
Acmaea		—	—
SCAPHOPODES:			
Dentalium entalis		résultats négatifs	ARIOLA '02 (Naples).
LAMELLIBRANCHES:			
Mactra		commenct de segmenta, jusqu'au stade 16	KOSTANECKI '04 (Naples).
ARTHROPODES:			
INSECTES:			
Bombyx mori	dévelopt rudimentaire (NUSSBAUM)	dévelopt rudimentaire, « jusqu'à la formation des trois feuillets » (gastrula)	TICHOMIROFF '02.
TUNICIERS:			
ASCIDIES:			
Ciona intestinalis		résultats négatifs	LYON '03 (Naples).
—		noyau amiboïde	SOMMER '05 (—).
Phallusia [illegible]		astrosphères artificielles	MORGAN '96.
Molgula [illegible]		— —	— '99.
VERTÉBRÉS:			
POISSONS:			
Fundulus	astrosphères (BONNET)	stade 2	LOEB '01 (Wood's Hole).
Petromyzon planeri		segmenta généralt irrégulière	BATAILLON '01 (Dijon).
BATRACIENS:			
Rana fusca, etc		segmenta irrégulière	— —
OISEAUX:			
Poule, etc	« fragmenta du vitellus » (BARFURTH)		
	segmenta partielle lente (LÉCAILLON)		
MAMMIFÈRES:			
Rat, etc	« fragmenta du vitellus » (HENNEGUY)		

d'ordre technique, soit pour toute autre raison, n'ont pas été ou n'ont été que très peu étudiés : de ce nombre sont les CŒLENTÉRÉS et surtout les ARTHROPODES. Parmi les TUNICIERS, les ASCIDIES ont donné quelques résultats positifs.

On a essayé de rendre visible, sur le tableau II, la répartition des groupes où la Parthénogénèse artificielle a été le plus sûrement et le plus fréquemment constatée dans l'ensemble de la série zoologique, envisagée, pour les besoins de l'exposition, comme une série linéaire.

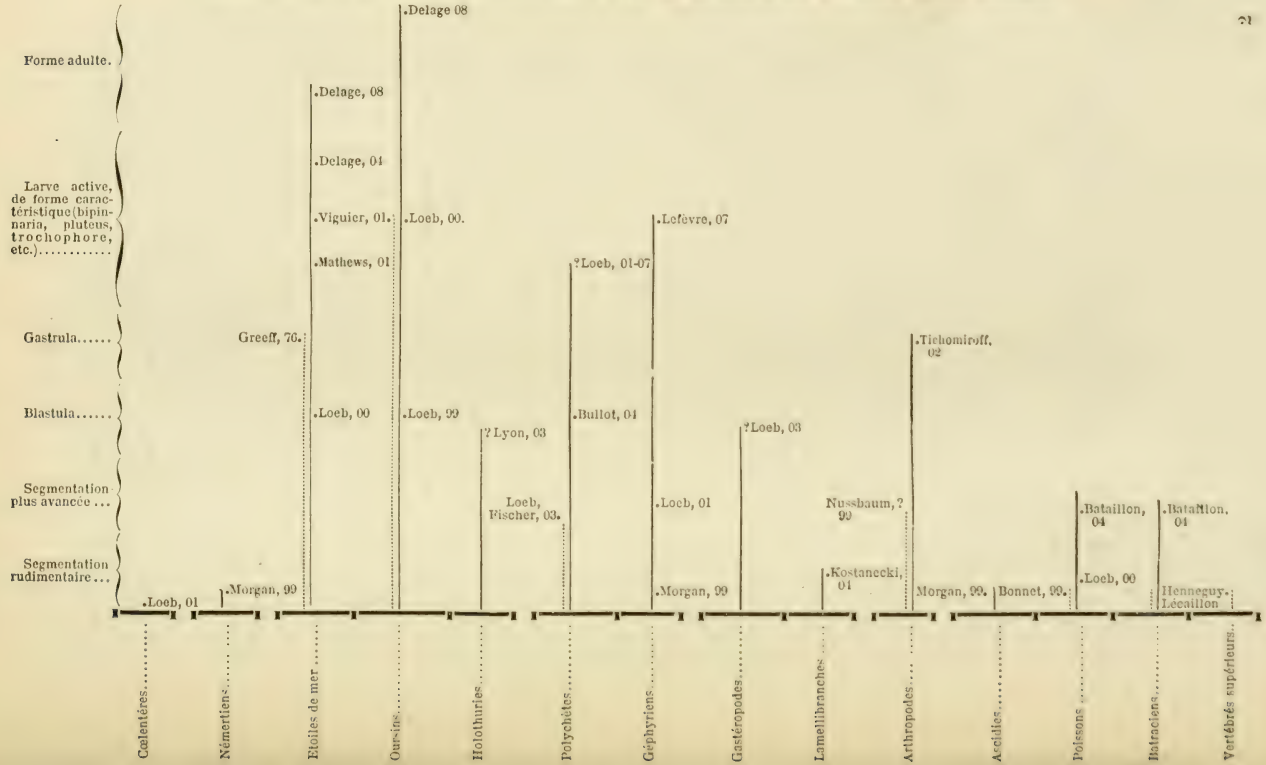
C) *Stade du développement atteint* et *caractère normal de ce développement.* — Toutefois, pour juger de la signification réelle du phénomène, le nombre des résultats positifs importe moins encore qu'une étude précise de ces résultats. Que représentent, au juste, les développements obtenus grâce à l'action des procédés de la Parthénogénèse artificielle ? WEDEKIND, en 1903, a émis l'idée que la Parthénogénèse artificielle se réduirait à mettre en jeu une tendance générale, mais plus ou moins faible, des ovules à la Parthénogénèse naturelle : la mort de l'œuf ou de la larve, inévitable à plus ou moins brève échéance, marquerait la limite maximum d'activité de cette « fonction rudimentaire ».

Si on cherche à donner à cette hypothèse un sens expérimental précis, on est conduit à présumer, — et c'est ce que faisait son auteur, — que les développements parthénogénétiques artificiels ne pourront jamais dépasser un stade notablement inférieur au terme normal de l'évolution des œufs fécondés, c'est-à-dire, à la forme adulte et sexuée.

Ainsi posée, la question peut être considérée comme tranchée, comme l'a indiqué DELAGE, au moins en ce qui concerne les Échinodermes. On sait en effet que DELAGE et ses collaborateurs de Roscoff ont réussi, dans ces deux dernières années, à élever plusieurs larves parthénogénétiques artificielles d'étoiles de mer (*Asterias glacialis*) et d'oursin (*Paracentrotus lividus*) jusqu'à leur transformation en individus adultes. Chez les Astéries, la transformation n'a pu être suivie complètement que sur un seul individu, qui lui-même a été perdu peu de temps après avoir commencé à se déplacer activement. Mais, parmi les oursins, DELAGE a pu obtenir, au milieu d'un grand nombre d'évolutions incomplètes ou anormales, la fixation de six individus présentant la structure générale et les organes caractéris-

Tableau II

Représentant le stade le plus avancé atteint, dans chaque grand groupe de Métazoaires, par la parthénogénèse naturelle « accidentelle » ou irrégulière (lignes pointillées) et par la parthénogénèse artificielle (lignes continues).



tiques de la forme adulte : pieds ambulacraires, pédicellaires, piquants, etc.. L'un de ces six individus avait, cependant, une symétrie hexamère particulièrement nette. Deux autres d'entre eux ont continué à vivre et à grandir depuis leur métamorphose, en août 1907, jusqu'en janvier et février 1909 : lors de leur mort survenue à cette date, l'un au moins des deux put être reconnu avec certitude comme étant de sexe mâle, et contenant « de nombreux spermatozoïdes complètement évolués ». On peut donc aujourd'hui considérer comme démontrée, chez les Échinodermes, l'aptitude du développement parthénogénétique artificiel à atteindre la même étendue et la même perfection que le développement normal des œufs fécondés ('08, '09) (1).

Il faut reconnaître que les résultats obtenus dans les autres groupes sont loin, jusqu'ici, d'avoir la même portée. Non seulement on n'a dépassé, dans aucun d'entre eux, des formes larvaires plus ou moins évoluées, mais il n'est même pas bien sûr qu'on ait eu affaire, dans certains cas, à des phénomènes rigoureusement assimilables à un développement véritable. Ainsi, chez les Annélides (*Chaetopterus*, etc.), Loeb et d'autres auteurs américains ont d'abord décrit, comme étant les produits ordinaires de la Parthénogénèse artificielle, des embryons ayant l'aspect extérieur des larves trochophores, portant une couronne de cils et nageant comme elles, mais dans la formation desquels ne pouvait être observée aucune segmentation. F. Lillie, en étudiant de plus près ce curieux phénomène, s'est rendu compte que ces pseudo-trochophores n'étaient en effet nullement segmentées et ne contenaient chacune qu'un seul noyau (sauf dans le cas où deux œufs ont fusionné ensemble) : le prétendu développement parthénogénétique artificiel consisterait donc, en réalité, dans un processus tout à fait particulier de « *différenciation sans segmentation* » ('02). — Il semble bien cependant, que Loeb, Fischer, F. Lillie lui-même aient eu sous les yeux, chez certaines espèces, de véritables larves segmentées ; mais le degré de développement et la structure de ces larves n'ont été indiqués par eux, le plus souvent, que d'une façon très sommaire, et il reste, en définitive, assez

(1) Ces résultats sont d'autant plus remarquables que l'élevage des larves d'oursin normales comporte de grandes difficultés matérielles et que jusqu'alors ni celles qui provenaient d'œufs fécondés ni celles de la parthénogénèse artificielle n'avaient jamais dépassé, dans les laboratoires, le stade *pluteus*.

difficile de citer, en ce qui concerne les Polychètes, un seul travail signalant la présence de larves d'un stade avancé et garantissant, en même temps, la régularité du processus de segmentation : celui de Bullot, qui a suivi les débuts de la segmentation, ne mentionne pas de forme au delà de la *blastula* ; celui de Scott, tout en montrant que la segmentation peut atteindre les débuts du stade *gastrula*, la décrit comme étant en général irrégulière et le devenant de plus en plus au cours du développement. Chez les Géphyriens, au contraire, l'existence de véritables trochophores au terme d'un processus de segmentation régulier (au moins dans beaucoup de cas) est établie avec précision par le travail de Lefèvre sur *Thalassema*.

En ce qui concerne les Mollusques, l'incertitude est plus grande encore. Nous ne sommes pas renseignés suffisamment sur la structure ni même sur les caractères extérieurs des « larves nageantes » obtenues par Loeb chez certains Gastéropodes. En revanche, le travail de Kostanecki sur le Lamellibranche *Mactra* n'a visé à étudier que les phénomènes cytologiques des tout premiers stades de la segmentation.

Chez les Vertébrés enfin, les segmentations parthénogénétiques observées par Bataillon et quelques autres restent tout à fait rudimentaires, et sont en général très irrégulières.

Dans ces conditions, il ne convient pas d'insister sans réserves sur la régularité relative avec laquelle décroît, dans le tableau II, la hauteur des points indiquant approximativement le stade de développement maximum atteint par la Parthénogénèse artificielle lorsqu'on s'élève dans la série zoologique. On peut, sans doute, être tenté d'admettre que l'aptitude à réagir par un développement parthénogénétique normal et complet à des influences physiques ou chimiques déterminées est, en principe, une propriété commune à tous les ovules et qu'elle décroît seulement à mesure qu'on passe des types les plus anciens et les plus simples aux types les plus récents et les plus spécialisés. Mais si l'on tient avant tout à ne pas s'écarter des faits, il sera plus prudent de résumer ainsi les données acquises actuellement sur la partie zoologique du problème : 1° la possibilité d'obtenir, par la Parthénogénèse artificielle, un développement vraiment assimilable au développement normal est démontrée chez les Échinodermes (Stellérides et Échinides), très vraisemblable ou même assurée chez certains Vers (Chétopodes et Géphyriens) ; 2° la

possibilité d'obtenir un commencement de segmentation ou un développement rudimentaire paraît exister chez presque tous, sinon chez tous les grands groupes de Métazoaires.

Encore faut-il ajouter que l'une et l'autre conclusion n'ont qu'une portée purement théorique, et que des circonstances de toute sorte peuvent s'opposer à ce que non seulement des ordres ou des familles, mais même des genres ou des espèces paraissant très voisins les uns des autres, ou, enfin, des individus de la même espèce, à des époques et dans des stations différentes, manifestent, pratiquement, la même aptitude à un développement parthénogénétique artificiel. De nombreux auteurs signalent que même des individus recueillis simultanément au même endroit sont souvent très différents à ce point de vue, et insistent sur l'inconstance générale des résultats des expériences de Parthénogénèse artificielle, — inconstance dont une des raisons, tout au moins, doit être l'imparfaite adaptation d'un même procédé physico-chimique à des états physiologiques variables [1].

IV. *LE PROBLÈME PHYSICO-CHIMIQUE*

Les expériences de Parthénogénèse artificielle, en montrant qu'on peut obtenir, par des procédés physico-chimiques convenablement réglés, une série de phénomènes de plus en plus rapprochée du développement normal, semblent nous mettre en état de déterminer progressivement, à l'aide d'hypothèses vérifiables, la nature physico-chimique d'une partie au moins de processus du développement[2]. — Pour résumer les recherches qui, comme celles de Loeb, ont été orientées principalement dans cette voie, la méthode la plus sûre paraît être d'énumérer les divers procédés qui ont été reconnus capables de provoquer, chez tel ou tel groupe zoologique, un développement parthénogénétique artificiel, en les classant dans un ordre approximativement conforme à celui de leur complexité physique, et en indiquant, pour chacun d'eux, les conditions de son emploi et les résultats qu'il permet d'obtenir, — et de

(1) V., en ce sens, Loeb, '09₃, p. 78; Godlewski, '08, p. 304, etc.

(2) C'est à ce point de vue que s'est placé, notamment, Loeb, qui insiste souvent, d'une façon très convaincante, sur la supériorité de cette méthode d'analyse expérimentale par rapport à toutes les tentatives de définition théorique des phénomènes de la vie (*Dynamique*, p. 106, 300, etc.).

confronter ensuite avec ces faits les idées émises sur leur action, considérée comme une « imitation » plus ou moins parfaite des phénomènes de la fécondation. — La valeur respective de chaque procédé pourra être déterminée grossièrement dans chaque cas si l'on tient compte, à la fois, du pourcentage moyen des développements obtenus et du stade le plus avancé atteint par ces développements ; mais, pour expliquer d'avance la discordance de certains résultats, il convient d'observer que les conditions *optimum* de l'emploi d'un procédé n'ont pas toujours été trouvées ni même cherchées [1] par les auteurs, — et que les variations de l'état interne des ovules introduisent, d'une expérience à l'autre, de telles différences qu'il est souvent malaisé de les établir sûrement.

A) *Agents ou procédés fournissant un développement parthénogénétique généralement inconstant, le plus souvent anormal ou très incomplet.* — 1° *Actions mécaniques.* — MATHEWS a montré le premier, en 1901, à quel point les ovules *mûrs* d'*Asterias forbesii* sont sensibles à une agitation mécanique, même légère [2]. Quelques minutes après l'agitation, on voit apparaître la membrane de fécondation ; les contours du noyau s'effacent par suite de la disparition de la membrane nucléaire ; il se forme des « taches claires » nombreuses (de 2 à 30) correspondant à autant d'astrosphères artificielles, et la segmentation qui en résulte se fait souvent du premier coup en plusieurs cellules. Néanmoins, le développement peut atteindre le stade *gastrula* avancée ou même *bipinnaria*.

Le même procédé, employé par LYON sur l'*Arbacia* (*pustulata*) de Naples, lui a paru incapable de produire des larves à lui seul, mais susceptible d'accélérer la segmentation quand elle a été pro-

---

(1) Ce dernier cas est souvent réalisé, soit parce que les auteurs n'ont pu ou voulu faire que des expériences sommaires, tendant à établir simplement la possibilité de la Parthénogénèse artificielle chez telle ou telle espèce, soit parce qu'ils se sont préoccupés surtout d'étudier les phénomènes cytologiques, la marche de la segmentation, etc., et se sont contentés, dès lors, d'un ensemble de conditions *suffisant* pour leur fournir les matériaux de leurs observations.

(2) Il suffit dans certains cas, d'après MATHEWS, de l'ébranlement très modéré que représente le transport des ovules d'un vase à un autre pour provoquer l'apparition de larves. On voit sans peine que cette extrême susceptibilité rend nécessaire, dans toutes les expériences où l'on cherche à provoquer le développement d'ovules d'*Asterias* par d'autres procédés, un contrôle consistant à faire subir à des ovules témoins tous les ébranlements mécaniques que peut comporter l'emploi de ces procédés (LOEB, '02$_5$, *Untersuch.*, X, p. 271).

voquée autrement (′03); au contraire, MELTZER (′03), opérant sur un *Arbacia* d'Amérique, obtient par l'agitation aussi bien le début que l'accélération de la segmentation; mais le développement, par la suite, devient anormal: les *gastrulas* capables de nager sont rares, les *pluteus* déformés. — Chez *Sphaerechinus granularis*, LYON, à Naples obtient la segmentation, mais pas de larves (′03). — DELAGE (′04_2 et ′08_1, p. 449) a constaté l'efficacité de l'agitation comme adjuvant, chez *Paracentrotus* et chez *Asterias*.

Des résultats analogues ont été observés par LOEB et FISCHER (′02) sur des ovules d'*Amphitrite* (et, moins fréquemment, de *Chaetopterus*) ayant séjourné quelque temps (par exemple, 30 minutes) dans l'eau de mer. SCOTT (′06) a signalé le même fait en ce qui concerne *Amphitrite*, mais en ajoutant que l'agitation mécanique ne donne, en général, que 1 ou 3 % de développements et que la période pendant laquelle l'ovule réagit à l'emploi de ce procédé semble varier dans des limites assez larges, sous l'influence de conditions difficiles à déterminer complètement.

En résumé, l'agitation mécanique paraît avoir, sur beaucoup d'ovules, une action très intense, pouvant aller, au moins chez *Asterias*, jusqu'à un développement complet, sinon normal : cette action paraît exiger, pour se produire, que les ovules aient effectué, ou du moins assez avancé leur maturation [1].

2° *Variations de la température :* α) *élévation de la température* (*chaleur*). — C'est encore MATHEWS (′00), qui, peu de temps après les premières expériences de LOEB, a signalé l'action d'une température de 32°-33° pendant quelques minutes, comme l'un des procédés permettant de déterminer la division, par mitose, d'œufs non fécondés d'*Arbacia*.

DELAGE (′01_3), à son tour, a montré que l' « action courte et brusque » d'une chaleur de 28° à 35°, suivie d'un refroidissement immédiat, provoque la Parthénogénèse artificielle chez *Asterias glacialis*. GREELEY, en faisant agir des températures de 31° à 37° pendant des périodes allant de 1 à 7 heures, n'a obtenu que des

---

[1] De ces effets de l'ébranlement mécanique sembleraient devoir être rapprochés certains des procédés appliqués par TICHOMIROFF (′02) aux œufs non fécondés de *Bombyx mori* : friction entre deux morceaux d'étoffe, etc. ; mais un procédé de ce genre peut agir de tant de façons différentes qu'il est même difficile de lui donner un nom.

résultats négatifs sur *Asterias forbesii ;* mais il est facile de voir que la différence dans la durée d'action de la chaleur explique aisément, dans le sens indiqué par DELAGE lui-même, la différence de ses résultats et de ceux de GREELEY. Récemment, R. LILLIE a refait, sur *Asterias forbesii,* une étude très précise de la question, et il a prouvé de la façon la plus nette qu'une température de 33° à 40°, agissant pendant un temps de 2 minutes à 5 secondes, détermine : 1° la formation d'un membrane chez *tous* les œufs ; 2° le développement d'un plus ou moins grand nombre d'entre eux jusqu'aux stades *blastula, gastrula,* et même *bipinnaria,* — pourvu toutefois que les ovules soient ainsi traités pendant la première période de leur maturation, *avant* l'expulsion du 1er globule polaire : condition d'action d'autant plus remarquable qu'elle semble, comme on le voit, se distinguer d'une manière assez nette de celle qui paraît être nécessaire dans le cas de l'agitation. R. LILLIE a noté également la rapidité avec laquelle la durée d'action optimum de la chaleur diminue à mesure qu'on opère à des températures plus élevées : elle descend de 70 à 20 secondes quand on passe de 35° à 38° ; il a retenu, comme donnant le plus grand nombre de larves normales, la température de 35° et la durée d'action de 70 secondes. Nous aurons l'occasion de revenir, à divers points de vue, sur ses expériences (′08).

Sur *Arbacia,* R. LILLIE n'a obtenu, même dans les conditions les plus favorables pour *Asterias,* qu'un petit nombre de membranes et de segmentations irrégulières, ne dépassant pas un stade de quelques cellules.

β) *abaissement de la température (froid).* — D'après GREELEY (′02), il suffit de soumettre à une température de 4° à 7°, pendant une durée de 1 à 9 heures, des ovules *mûrs* d'*Asterias forbesii* pour constater, 1 heure 1/2 ou 2 heures après le retour à la température du laboratoire, le début d'une segmentation qui se poursuit régulièrement, bien qu'avec un retard accentué sur la segmentation normale des œufs fécondés.

On remarquera que, dans ces expériences, les conditions d'action du froid semblent se rapprocher de celles de l'agitation mécanique bien plutôt que celles de la chaleur : cette remarque atténue le paradoxe apparent d'une égale efficacité du froid et du chaud et permet de comprendre les résultats négatifs obtenus par GREELEY lui-même

avec de hautes températures, employées dans les mêmes conditions que les basses.

Des observations plus anciennes de MORGAN ('00$_1$) semblent montrer que les basses températures peuvent provoquer également, après le retour aux conditions normales, une série de divisions des œufs d'*Arbacia* (1).

3° *Radio-activité; charges électriques.* — En 1903, BOHN a signalé diverses influences de l'exposition au radium sur le développement ou la fécondation d'œufs de *Strongylocentrotus lividus* (*Paracentrotus*) : parmi les œufs non fécondés, 2 à 4 % peuvent subir une segmentation irrégulière, allant jusqu'à la formation de *demi-morulas* de 4 ou 8 cellules, attachées à un gros blastomère qui généralement ne se divise pas.

Plus récemment, DELAGE ('08$_5$) annonçait qu'il avait réussi à obtenir le développement parthénogénétique d'un tant pour cent assez faible (1 % au plus) des œufs du même oursin à l'aide d'un dispositif permettant de leur donner, successivement, des charges électriques d'abord positives puis négatives. Malheureusement, la critique qu'il a faite lui-même bientôt après de son procédé ('08$_6$) ne semble pas autoriser à lui conserver cette signification : il ne paraît pas douteux qu'il a eu affaire, en réalité, à un véritable courant électrique, et par conséquent, à toutes les variations physico-chimiques du milieu qui peuvent résulter d'une électrolyse de l'eau de mer (2).

4° *Agents physiques ou chimiques variés, mais produisant certainement une déshydratation de l'ovule.* — De tous les procédés qui répondent à cette définition, le plus simple, au moins à première vue, est la dessication physique. Il a été employé par GIARD ('04$_2$) sur *Asterias rubens* : en retournant, à plusieurs reprises sur du papier buvard les glandes génitales femelles, extraites du corps de l'animal, on obtient, après le retour dans l'eau de mer, l'expulsion des globules polaires et une segmentation lente, restant

(1) SCHÜCKING signale, sans grande précision, une chaleur de 34° et un refroidissement à 3° ou 4° comme étant au nombre des agents de la Parthénogénèse artificielle, chez les Échinodermes.

(2) La même remarque enlève, à plus forte raison, toute signification précise à l'action d'un courant constant d'une minute, signalée par SCHÜCKING. — Ajoutons cependant que M. DELAGE a bien voulu nous signaler personnellement qu'il vient d'obtenir (juin '09) « quelques larves dans un condensateur rigoureusement isolé ».

rarement normale jusqu'au stade *blastula*, chez 15 % au plus des œufs ainsi traités. (Des œufs témoins, prélevés sur les mêmes glandes et non soumis à la dessiccation, ne subissent aucun développement.) Il faut cependant remarquer qu'une dessiccation en masse, opérée de la façon qui vient d'être décrite, peut impliquer des variations très importantes dans la concentration des liquides contenus à l'intérieur de la glande : l'expérience de GIARD devrait alors être rapprochée de celles de HUNTER ('01) et de KOSTANECKI ('04₂) qui, comme nous le verrons, ont obtenu un commencement de parthénogénèse artificielle avec de l'eau de mer concentrée ; elle ne représenterait, comme ces dernières, qu'un cas particulier de l'action des solutions hypertoniques.

TICHOMIROFF, de son côté, avait déjà obtenu un faible pourcentage de développements chez *Bombyx mori* en séchant directement les œufs sur du papier buvard ; mais le procédé qui lui a donné les résultats les plus favorables, — jusqu'à 45 % de développements, — est l'immersion, pendant 2 minutes 1/2 environ, dans SO_4H_2 concentré, suivie de lavage ; d'autres acides, par exemple HCl, donnent également des résultats. Le développement, bien qu'anormal à plusieurs égards, est susceptible d'atteindre un stade relativement avancé : il peut aller, chez beaucoup d'œufs, jusqu'à la formation des trois « feuillets germinatifs ». La supériorité du traitement par les acides concentrés ne tient-elle, dans ces expériences, qu'à leur pouvoir déshydratant plus intense que celui des procédés physiques ? il est évidemment difficile de se prononcer sur la signification de cette technique un peu grossière.

Dans la même catégorie des agents déshydratants rentrent également, d'après GIES ('01), les extraits de spermatozoïdes préparés par WINKLER ('00) ; les expériences plus récentes de KUPELWIESER (sperme chauffé à 70° et 100°, puis filtré) sont également dénuées de toute signification précise quant aux facteurs intervenant dans l'action, — très inconstante et très limitée, — de ces extraits ('06).

5° *Alcaloïdes.* — Terminons cette énumération en rappelant que certains alcaloïdes tels que la nicotine, la strychnine, provoquent, chez l'œuf d'oursin, des modifications cytologiques qu'ont étudiées, après R. HERTWIG, MORGAN, sur *Arbacia* ('00), et WASSILIEFF, sur *Strongylocentrotus lividus* ('02).

B) *Agents ou procédés permettant d'obtenir, d'une façon relativement constante, un développement parthénogénétique fréquemment normal et quelquefois complet.* — 1° *Solutions salines hypertoniques.* — Nous avons vu que les premiers *pluteus* d'oursin obtenus par Loeb sur *Arbacia* l'avaient été grâce au mélange, en parties égales, d'une solution de $Mg\,Cl_2$ et de l'eau de mer. Presque aussitôt après la publication de ces résultats, Bataillon, puis Giard émirent l'avis que l'efficacité de la solution était due, non pas à la présence de tel ou tel sel, mais tout simplement à sa pression osmotique supérieure à celle de l'eau de mer : interprétation des expériences qui se rattachait, chez eux, à l'hypothèse de la déshydratation, sur laquelle nous reviendront plus loin (′00).

Bientôt Morgan, en Amérique, montrait expérimentalement qu'on pouvait en effet, remplacer $MgCl_2$ par NaCl et qu'il se produisait, dans les solutions assez concentrées qu'il employait, une diminution de volume (« shrinkage ») de l'ovule, qui semblait attester une perte d'eau (′00_1). — De son côté, Loeb lui-même avait immédiatement entrepris l'étude du problème posé par ses premières expériences, et il constatait : 1° qu'on pouvait sans inconvénient et même avec avantage substituer à la solution primitivement indiquée par lui un mélange à parties égales de NaCl ou de KCl $\frac{10}{8}n$ et d'eau de mer, ou de préférence, des solutions plus faibles, telles que :

20 (17 ½ ou 15) c. c. NaCl 2 ½ n + 30 (32 ½ ou 35) c. c. eau distillée
+ 50 c. c. eau de mer ;

2° qu'on pouvait encore, pour éviter toute diminution appréciable de la concentration des autres corps contenus normalement dans l'eau de mer, ajouter simplement 10 c. c. d'une solution 2 ½ n de NaCl ou de KCl à 90 c. c. d'eau de mer [1] ; 3° qu'un mélange d'eau de mer et d'une solution de saccharose ou d'urée (c'est-à-dire de *non-électrolytes*) ou même une solution pure de saccharose dans l'eau distillée, ayant une pression osmotique sensiblement égale à celle des solutions d'électrolytes dont on vient de donner la formule, pouvait, tout en lésant gravement les œufs d'*Arbacia*, provoquer leur développement jusqu'au stade *blastula*. L'augmentation de la pression osmotique était donc bien, dans les conditions des expé-

[1] Le développement peut même avoir lieu dans la solution, si elle est encore un peu plus faible :

7 c. c. NaCl 2 ½ n + 93 c. c. eau de mer.

riences, le facteur décisif du développement, — indépendamment de de toute action spécifique, positive ou négative, des ions des sels contenus dans l'eau de mer ou dans la solution. ('00$_3$: *Untersuch.*, VII, p. 154-166).

A partir de ces expériences de Loeb, l'emploi de solutions salines hypertoniques est devenu et resté, pendant plusieurs années, le procédé le plus général et le plus sûr pour obtenir la Parthénogénèse artificielle. C'est grâce à ces solutions qu'ont été enregistrés successivement, en quelques années :

avec $MgCl_2$	les résultats positifs de	Giard sur *Asterias rubens.*
— $MnCl_2$ et $MgCl_2$	—	Prowazek sur *Echinus microtuberculatus.*
— $MgCl_2$	—	Wilson sur *Toxopneustes.*
— eau de mer concentrée par évaporation	—	Hunter sur *Arbacia.*
— KCl, Na Cl, Ca Cl_2, Mg Cl_2, saccharose	—	Loeb sur *Chaetopterus.*
— KCl, Na Cl, Mg Cl_2, Mn Cl_2	—	Delage sur *Paracentrotus* (*Strongyl.*) *lividus* et *Asterias glacialis.*
— KCl, NaCl, saccharose	—	Fischer sur *Nereis limbata.*
— KCl	—	Treadwell sur *Podarke obscura.*
— $MgCl_2$	—	Wassilieff sur « *Strongylocentrotus* » *lividus.*
— KCl, NaCl, etc.	—	Lyon sur *Arbacia pustulata*, etc.
— KCl, NaCl	—	Loeb sur *Lottia, Acmaea.*
— KCl	—	Bullot sur *Ophelia.*
— solutions salines ou sucrées	—	Bataillon sur *Rana fusca* et *Petromyzon planeri.*
— KCl (et, accessoirement, NaCl, $CaCl_2$, eau de mer concentrée par ébullition)	—	Kostanecki sur *Mactra.*
— K, Na, Mg	—	Petrunkewitsch.
— méthode de Lyon	—	Driesch sur « *Strongylocentrotus* » (à Trieste et à Naples).
— Ca $(NO_3)_2$, etc.	—	Scott sur *Amphitrite.*

Dans toutes ces expériences, la technique est à peu près la même : l'ovule non fécondé est soumis, pendant un temps qui peut aller de 1/2 heure à quelques heures, à l'action d'une solution hypertonique, dont la concentration varie elle-même dans les limites approximativement indiquées plus haut d'après les expériences de Loeb [1]; la segmentation ne commence qu'après le retour dans l'eau de mer

[1] Mélange à parties égales de KCl (ou de 2 KCl, 1 NaCl) *n* et d'eau de mer (Delage '01$_3$), etc.

normale [1]. Les tableaux I et II, dans la 3me partie de cet article, ont déjà indiqué dans quelle mesure importante la régularité et l'étendue du développement diffèrent pour les diverses formes zoologiques étudiées [2].

2° *Action spécifique de certains sels (ions)?* — Dans les travaux dont la liste vient d'être donnée, la diversité des électrolytes et quelquefois même des non-électrolytes utilisés pour la préparation des solutions montre bien que le facteur décisif est l'élévation de la pression osmotique. Il est clair, cependant, qu'on ne peut conclure de là à l'équivalence absolue de tous les corps employés : il est de règle générale, au contraire, que certains sels (par exemple KCl, NaCl) se montrent plus favorables que d'autres, à égalité de concentration, — ce qui s'explique facilement si l'on admet, comme il est raisonnable de le faire, que des actions particulières de chaque corps viennent, suivant les cas, contrarier ou favoriser l'action « développante » de la pression osmotique [3].

Mais certains sels peuvent-ils, par eux-mêmes, provoquer le développement sans augmentation de la pression osmotique ? Loeb a cru le constater dans ses expériences sur les Annélides ; c'est ainsi qu'il a réussi à transformer des œufs non fécondés de *Chaetopterus* en « trochophores nageantes » en les traitant par une solution telle que celle-ci :

$$10 \text{ c. c. KCl } 2\tfrac{1}{2}\, n + 90 \text{ c. c. eau distillée,}$$

dont la pression osmotique est inférieure à celle de l'eau de mer. Il y aurait donc, dans le cas du *Chaetopterus*, une « action spécifique des ions K », tout à fait distincte de celle de l'augmentation de la pression osmotique ('01_1) [4]. De même, d'après Loeb et

---

(1) Sauf pourtant si la solution n'est que très faiblement hypertonique (Loeb, Scott, etc.).

(2) D'après Bataillon ('04_1 et '05_1), l'eau distillée provoque, chez les œufs vierges de *Bufo vulgaris*, le commencement d'une segmentation, très superficielle et très fugitive, que des solutions de sucre ralentissent d'autant plus qu'elles sont plus concentrées. — Schücking ('03) dit avoir obtenu des résultats positifs, chez les Échinodermes, par l'eau distillée agissant 1 minute.

(3) Cf., à ce sujet, les travaux de Herbst ('97-'04), de Loeb ('04_2, etc.) sur l'action des différents composants chimiques de l'eau de mer aux différentes phases du développement.

(4) *Untersuch.*, VIII.

FISCHER, l'augmentation de la pression osmotique serait inefficace sur *Amphitrite* : seule une solution telle que

$$2 \text{ c. c. } Ca(NO_3)_2\, 2\tfrac{1}{2} n + 98 \text{ c. c. eau de mer},$$

donnerait des résultats positifs, sans qu'un sel d'un métal autre que Ca puisse y être substitué au sel de Ca ('02). Mais SCOTT ('06) a trouvé que la supériorité des sels de Ca, chez *Amphitrite* est purement relative (10 à 15 % de larves actives avec KCl ou KNO_3 au lieu de 15 à 25 % avec $Ca(NO_3)_2$); l'action privilégiée des sels de K sur *Chaetopterus*, déjà signalée par MEAD antérieurement à LOEB, ne paraît pas non plus avoir été retrouvée très nettement par MORGAN ('00$_1$), et si l'on tient compte, par surcroît du caractère extrêmement particulier des développements obtenus, dans la plupart des cas, chez les Annélides (« différenciation sans segmentation »), on conclura, sans aucun doute, que les expériences ci-dessus ne fournissent pas une preuve décisive de la possibilité d'obtenir une Parthénogénèse artificielle véritable grâce à l'action *exclusive* des ions de tel ou tel sel.

DELAGE a essayé, à plusieurs reprises, de découvrir des *adjuvants* des solutions hypertoniques en se guidant d'après le signe électrique et le volume des ions : parmi les métaux, Mn, Co et surtout Ni lui ont donné sur *Paracentrotus* de bons résultats, quoique extrêmement inconstants ('07$_1$).

3° *Acide carbonique et autres acides.* — C'est dans une autre voie qu'ont été découvertes, peu d'années après les premières expériences de LOEB, des faits nombreux et témoignant nettement, cette fois, de l'efficacité de facteurs bien distincts, au moins à première vue, de l'élévation de la pression osmotique.

LOEB lui-même avait eu l'idée, dès le début de ses recherches, d'étudier l'action possible des acides et des alcalis, et il avait trouvé, conformément aux résultats établis antérieurement par lui sur des œufs fécondés [1], que

$$1 \text{ c. c. } KOH\, \tfrac{1}{10} n + 99 \text{ c. c. eau de mer}$$

provoque, au bout de plusieurs heures, une segmentation, d'ailleur

---

[1] Développement favorisé par les alcalis à petite dose, contrarié par les acides (v. p. 303).

très irrégulière et très limitée (jamais plus de 10 cellules) des œufs non fécondés d'*Arbacia*, dans la solution même —, tandis que

$$2 \text{ ou } 3 \text{ c. c. } HCl \frac{1}{10} n + 98 \text{ ou } 97 \text{ c. c. eau de mer}$$

ne donne rien dans la solution (quelques segmentations tout à fait rudimentaires après 10 minutes de séjour et retour dans l'eau de mer) ('00_3, *Unters.*, V, p. 103). — Chez *Chaetopterus*, il avait trouvé, au contraire, que des solutions à peu près équivalentes aux précédentes déterminaient l'une et l'autre l'évolution en « trochophores » des œufs qui y séjournaient d'une façon permanente ('01_1, *Unters.*, VIII, p. 197 et suiv.). — Enfin, chez *Asterias*, il signalait, dès 1901 (*Unters.*, XI, p. 279, et X, p. 272), l'addition de 3 à 5 c. c. de HCl « ou d'un autre acide inorganique » à 100 c. c. d'eau de mer comme un des procédés de la Parthénogénèse artificielle.

Delage, dans ses premières expériences sur *Asterias*, avait également considéré HCl comme un des agents de la parthénogénèse artificielle ; mais même en l'associant à $Mn\,Cl_2$ (que le pouvoir oxydant de Mn, mis en lumière par les travaux de G. Bertrand, l'avait amené à employer et qui avait donné, en effet, de très bons résultats), Delage n'obtenait encore que 40 à 45 % de développements en *blastulas* et *gastrulas* ('01_3). — C'est alors que, cherchant un réactif sûr, Delage le trouva dans l'eau de mer chargée de CO_2 (à l'aide d'un procédé très simple : appareil à sparklets). Si les ovules d'*Asterias glacialis*, pris pendant leur maturation, au moment où apparaît le premier globule polaire, sont laissés pendant 1 heure dans le réactif ainsi constitué, on les voit, 1 h. 1/2 environ après le retour dans l'eau de mer normale, former une membrane, puis, au bout de 3 heures environ commencer à se segmenter : le procédé agit, pratiquement, sur la totalité des œufs en expérience ('02) ; c'est lui qui a permis à Delage de conduire ses larves d'*Asterias* jusqu'à des stades de plus en plus avancés, et finalement, jusqu'à la forme adulte (v. p. 312).

Le traitement par CO_2, si efficace sur l'étoile de mer, a été appliqué par Lyon aux oursins, mais avec un succès beaucoup moindre : il a obtenu, sur *Arbacia pustulata*, jusqu'à 90 % de commencements de développements, mais pas de larves actives, — sur *Strongylocentrotus lividus*, des larves, et quelques *pluteus* ('03). — Delage lui-même, en combinant le secouage avec l'action de CO_2, a obtenu la segmentation de 60 % d'œufs de *Paracentrotus* (*Strongylocen-*

trotus) *lividus*, mais sans pouvoir dépasser le stade à 32 blastomères ('04₂).

L'action si remarquable de CO_2 dissous dans l'eau de mer lui est-elle particulière, ou lui est-elle commune, au contraire, avec un plus ou moins grand nombre d'acides? — Sur *Asterias*, DELAGE a toujours soutenu que CO_2 ne peut être remplacé, dans les conditions de ses expériences, par aucun autre acide, et il semble bien que le caractère parfaitement normal des résultats obtenus par son procédé, — attesté par l'étude histologique de TENNENT et HOGUE ('06), — doive être considéré comme justifiant cette assertion.

Mais il est certain, d'autre part, qu'il existe une action générale des acides sur la Parthénogénèse artificielle. L'efficacité de HCl, déjà signalée par LOEB sur *Asterias* et *Chaetopterus*, a été vérifiée par LYON, à Naples, sur plusieurs oursins (*Arbacia pustulata*, *Sphaerechinus granularis*) et même sur des holothuries; mais ce sont les efforts de LOEB lui-même pour perfectionner sa méthode primitive qui ont donné à ce fait jusqu'alors isolé une signification générale extrêmement importante.

3° *Substances formatrices de la membrane; méthode double de* LOEB. — La méthode de l'augmentation de la pression osmotique de l'eau de mer, que LOEB pouvait encore considérer, en 1904, comme étant «non la seule», «mais la plus générale», (*Unters.*, XIII, p. 294) ne lui donnait pas elle-même de résultats suffisamment constants ni véritablement normaux. Le pourcentage des développements, qui avait été souvent de plus de 20 % dans ses premières expériences sur les *Arbacia* de l'Atlantique, était fréquemment de 1 % à peine avec les *Strongylocentrotus* du Pacifique; d'autre part, l'absence d'une membrane de fécondation autour des œufs, la lenteur plus grande du développement, l'incapacité des larves à s'élever à la surface de l'eau distinguaient, d'une façon tout à fait notable, les embryons obtenus par les solutions hypertoniques de ceux qui proviennent d'une fécondation normale.

Or nous avons vu que, plusieurs années auparavant, les HERTWIG, puis HERBST avaient signalé toute une série de substances: — chloroforme, benzol, etc., comme provoquant l'apparition d'une membrane. Plus récemment, HERBST venait de noter l'extraordinaire efficacité, à ce point de vue, de traces de sels d'Ag dissous: il suffit de placer une pièce d'argent au fond d'un vase d'eau de mer

contenant des œufs pour obtenir, d'abord au voisinage, puis à une distance de plus en plus grande, la formation de la membrane : reportés par HERBST dans l'eau de mer, les œufs pourvus d'une membrane par Ag présentaient les premiers phénomènes de la segmentation, bientôt suivis d'une fragmentation anormale ('04_3).

LOEB réussit d'abord à provoquer la formation de la membrane, chez *Strongylocentrotus*, par l'acétate d'éthyle, mais il se rendit compte que le phénomène n'était dû en réalité qu'à l'acide acétique libre que contenait la solution, et après quelques tâtonnements, parvint bientôt à se constituer la méthode suivante qui permet d'obtenir, grâce à la formation préalable d'une membrane chez *tous* les œufs, la segmentation de tous ou presque tous, et le développement rapide et normal d'un très grand nombre d'entre eux ('05_1, *Unters.*, XV-XVII, p. 315-348).

Les œufs de *Strongylocentrotus purpuratus* (1) sont placés, pendant 1/2 à 1 minute 1/2 dans une solution comprenant 3 c.c. d'une solution $\frac{n}{10}$ d'acide acétique, butyrique, ou d'un autre des premiers acides de la série grasse, pour 50 c.c. d'eau de mer. *Dès qu'on les a reportés dans l'eau de mer normale* (et non dans la solution acide) (2), ils forment immédiatement une membrane, tout à fait comparable à la membrane de fécondation qui apparaît après la pénétration du spermatozoïde. — Après y avoir séjourné de 5 à 10 minutes, ils sont déposés dans une solution saline hypertonique :

$$15 \text{ c.c. Na Cl } 2\,\frac{1}{2}\,n + 100 \text{ c.c. eau de mer.}$$

et ils y restent de 20 à 50 minutes (c'est-à-dire beaucoup moins longtemps que dans la première méthode, où la solution hypertonique devrait agir seule). Une heure environ après leur retour définitif dans l'eau de mer normale, on voit commencer la segmentation, qui est, cette fois, tout à fait normale chez beaucoup d'œufs, aussi rapide que chez les œufs fécondés à la même température, et aboutit à la formation de larves actives, s'élevant à la surface du

(1) Ou *franciscanus*, à condition d'abaisser de 3 à 2 c. c. la proportion de l'acide.

(2) L'action des acides se distingue, à cet égard, de celle des carbures d'hydrogène : benzol, amylène, étudiés par HERBST et par LOEB : ces dernières substances, en effet, déterminent la formation de la membrane dans la solution même qui les contient.

liquide : on peut ainsi obtenir, en peu de temps, un grand nombre de *gastrulas* et de *pluteus* normaux [1].

3e *Action des acides seuls.* — Si on laisse à eux-mêmes, dans l'eau de mer ordinaire, les œufs de *Strongylocentrotus* préalablement traités par l'acide, ils meurent et se décomposent au bout d'un petit nombre d'heures, après avoir présenté, cependant, quelques phénomènes de division rudimentaires. — Mais sur *Asterina*, le traitement des œufs *ayant accompli leur maturation* par la solution d'acide gras (un peu plus concentrée que dans le cas de l'oursin : 5 c.c. au lieu de 3) a suffi à Loeb pour obtenir, non seulement la formation de la membrane, mais la segmentation et le développement en blastulas d'un certain nombre d'entre eux (10 % au plus) jusqu'aux stades *blastula* et *gastrula* ('05$_2$, *Unters.*. XVIII).

Enfin, Lefèvre, dans son étude très précise sur *Thalassema*, a trouvé que toute une série d'acides minéraux : HNO_3, HCl, SO_4H_2 ou organiques : oxalique, acétique, agissant en solutions telles que : 15 c. c. HCl $\frac{n}{10}$ + 85 c. c. eau de mer, pendant 5 minutes environ, déterminent la formation de la membrane après le retour à l'eau de mer ordinaire et permettent d'obtenir, — sans aucun traitement ultérieur —, un pourcentage moyen de 40 à 60 % de développements, aboutissant à des trochophores actives et parfaitement normales. L'emploi d'une solution saline hypertonique après la formation de la membrane, comme dans la méthode double de Loeb, donne des résultats très inférieurs. D'autre part, CO_2, dissous dans l'eau de mer, et agissant pendant 1 heure, a donné à Lefèvre d'excellents résultats : 50 % de larves actives, en général ; mais il paraît clair qu'ici son action ne représente qu'un cas favorable, et non exceptionnel, de l'action des acides ('07).

Plus récemment encore, Ralph S. Lillie ('08) a vérifié que l'acide acétique, agissant à la concentration et durant le temps indiqué par Loeb est efficace durant une période de la vie de l'ovule *beaucoup*

[1] Plus récemment, Loeb a obtenu la formation d'une membrane, plus ou moins régulièrement, avec toute une série de substances organiques : sang dilué et centrifugé de Géphyriens (*Dendrostoma*) ('07$_2$), — saponine et solanine, — glycocholate et taurocholate de Na, — sérum de lapin, de bœuf, de porc ('08$_{4-9}$). Le développement qui suit l'action seule de ces substances est, comme dans le cas des acides, rudimentaire et irrégulier chez *Strongylocentrotus*, mais susceptible d'être rectifié et prolongé par l'action ultérieure des solutions hypertoniques (v. ci-dessus). Chez *Polynoë* ('08$_5$) la saponine suffirait à obtenir la formation de larves nageantes, fréquemment, mais non toujours accompagnée de segmentation (cf. p. 314).

plus étendue que la chaleur (v. p. 319) et permet d'obtenir, chez *Asterias*, la formation de la membrane et le développement d'une faible proportion de larves nageantes. L'action serait, d'après lui, particulière aux acides *gras* : SO_4H_2, NO_3H ne donnent pas trace de membrane. Ce dernier résultat, en particulier, est en parfait accord avec ceux de Loeb sur les Échinodermes, et en opposition très nette avec ceux de Lefèvre sur *Thalassema* (Géphyriens).

4° *Action des alcalis.* — Avant d'être étudiés, à leur tour, comme agents de la Parthénogénèse artificielle, les alcalis avaient déjà été reconnus, dans plusieurs séries d'expériences, comme pouvant jouer un rôle important dans les phénomènes de la fécondation et du développement. — En 1903, Loeb avait montré qu'en ajoutant à la solution de van't Hoff :

$$100\ NaCl,\ 7,8\ MgCl_2,\ 3,8\ MgSO_4,\ 2,2\ KCl,\ 2\ CaCl_2$$

une quantité déterminée d'un alcali :

$$\text{de } 0{,}3 \text{ à } 0{,}4 \text{ c. c. } NaOH\ \frac{n}{10} \text{ pour } 100 \text{ c. c. de la solution,}$$

on rend possible la fécondation, dans une proportion qui peut atteindre 60 %, des ovules de *Strongylocentrotus purpuratus* par les spermatozoïdes d'*Asterias ochracea*. — En employant, l'année suivante, l'eau de mer stérilisée (au lieu de la solution de van't Hoff) et en lui ajoutant également, une certaine quantité d'alcali :

$$\text{de } 1 \text{ à } 1{,}5 \text{ c. c. } NaOH\ \frac{n}{10} \text{ pour } 100 \text{ c. c.,}$$

il avait réussi à répéter ces expériences d'*hybridisation hétérogène* et à les étendre, avec un succès inégal, à divers couples de deux Échinodermes de classes différentes (oursins, étoiles de mer, ophiures). — Loeb rappelait, à cette occasion que, comme il l'avait déjà constaté dans ses premières expériences [1], la simple addition de de cette quantité d'*alcali à l'eau de mer* suffit à provoquer chez l'œuf d'oursin un commencement de segmentation parthénogénétique [2], mais tout à fait rudimentaire et irrégulier (v. p. 325), et impossible à confondre, par conséquent, avec le développement de *blastulas*, de *gastrulas* et même de *pluteus* que permet d'obtenir l'*hybridisation hétérogène* ('04₃ : *Untersuch.*, XXII, p. 471-73).

D'autre part, Loeb montrait également que l'addition d'une faible quantité d'un alcali ou d'un carbonate ou phosphate alcalin est néces-

(1) Citées plus haut, p. 325-6.

(2) Et même, quelquefois, la formation d'une membrane (cf. les acides).

saire pour permettre le développement en *pluteus* des œufs fécondés de *Strongylocentrotus* dans la solution de VAN'T HOFF ('04_2) [1]. Enfin, en essayant d'étendre aux Mollusques sa nouvelle méthode de Parthénogénèse artificielle, il était amené à constater que l'addition de 1 c. c. environ de NaOH $\frac{n}{10}$ à 50 c. c. d'eau de mer rend possible (en provoquant la maturation ?) la fécondation des œufs de *Lottia* ('05_3).

De son côté, DELAGE signalait, dès 1905, les phosphates alcalins comme étant au nombre des agents les plus efficaces de la Parthénogénèse artificielle d'*Asterias glacialis* ('05_3) : l'année suivante, il trouvait également très favorable l'action des corps alcalins, notamment du sulfite de Na, chez *Paracentrotus lividus* ('07_1).

Mais c'est en analysant les conditions de l'action de la solution hypertonique dans ses méthodes antérieures que LOEB a été conduit, en même temps que DELAGE et indépendamment de lui, à dégager le rôle important des alcalis dans la production du développement parthénogénétique lui-même. Dans une série d'articles parus en 1907 [2] ('07_{3-4}) LOEB a montré successivement que si on fait agir les solutions hypertoniques seules (sans traitement préalable par un acide):

1° Un certain degré d'alcalinité est nécessaire pour obtenir des larves de *Strongylocentrotus purpuratus* avec des solutions salines pures (= artificielles), même si on les a rendues fortement hypertoniques. Ainsi la solution de VAN'T HOFF (100 NaCl, 11,6 $MgCl_2$, 2, 2 KCl, 2 $CaCl_2$), additionnée de 16 c. c. NaCl $2\frac{1}{2}$ n pour 50 c. c. de la solution, ne donne rien, si longtemps qu'elle agisse : additionnée, en outre de 0,1 à 8 c. c. NaOH $\frac{n}{10}$ et agissant pendant 1 heure $^1/_2$ ou 2, elle donne jusqu'à 80 % de larves ;

2° Un degré d'alcalinité plus élevé : par exemple, 2 c. c. NaOH $\frac{n}{10}$ pour 50 c. c. de la solution de VAN'T HOFF, permet de réduire de 16 ou de 8 à 4 ou même à 2 c. c. la quantité de KCl ou de NaCl $2\frac{1}{2}$ n nécessaire pour permettre la production des larves ;

---

(1) Il faut ajouter cependant, que LOEB a interprété ces expériences en admettant que l'alcali ajouté ne faisait que neutraliser une faible acidité de la solution. (*Untersuch.*, XIV, p. 313). — Il incline à admettre, aujourd'hui, une action positive, quoique très rapide, des HO-ions ('09_3, p. 20 et 45).

(2) LOEB avait donné, dès 1906, une indication en ce sens ('06_5, p. 505).

3° Chez *Polynoë* (Annélides), une solution simplement alcaline (0, 5 c. c. NaOH $\frac{n}{10}$ pour 50 c. c. solution VAN'T HOFF) suffit à provoquer l'apparition des larves, tandis qu'une solution simplement hypertonique est par elle-même inefficace, tout en exerçant une action favorisante si elle succède à la première. — Chez *Lottia* (Mollusques), l'augmentation de la pression osmotique et celle de l'alcalinité exercent également une action favorable sur les processus de maturation, qui peuvent conduire à l'apparition de quelques larves. — Enfin chez *Strongylocentrotus*, le traitement des œufs non fécondés, successivement : *a*) par l'eau de mer ou par la solution de VAN'T HOFF hypertonique (10 c. c. NaCl 2 $\frac{1}{2}$ n pour 50 c. c.), pendant 2 à 3 heures, puis par l'eau de mer hyperalcaline (1, 5 c. c. NaOH $\frac{n}{10}$ pour 50 c. c.). — ou bien : *b*) par la solution de VAN'T HOFF hyperalcaline (0, 5 à 1 c. c. NaOH $\frac{n}{10}$ pour 50 c. c.), puis par la même solution hypertonique, pendant $^1/_2$ à 1 heure seulement, permet d'obtenir des résultats supérieurs à ceux du traitement par les solutions hypertoniques seules, — et constitue, en définitive, un méthode exactement parallèle à celle du traitement successif par les acides et les solutions hypertoniques (v. p. 328). — Cette méthode nouvelle permet d'obtenir, comme la précédente, la formation d'une membrane (moins nette qu'avec les acides gras) ; l'action de la solution alcaline doit être beaucoup plus prolongée que celle de l'acide : 2 à 3 heures au lieu de deux minutes, — mais se fait sentir comme elle en ce qu'elle abrège le temps de séjour nécessaire dans la solution hypertonique.

4° *Action combinée des acides et des alcalis.* — DELAGE, guidé par une idée théorique sur laquelle nous reviendrons, s'est proposé, dans ces dernières années, d'obtenir la Parthénogénèse artificielle de *Paracentrotus lividus* grâce à l'action combinée d'un acide et d'un alcali. Après avoir obtenu ses premiers résultats dans cette voie en faisant agir successivement HCl $\frac{n}{10}$ à la dose de 17 gouttes pour 50 c. c. d'une solution hypertonique, pendant 5 à 6 minutes, puis la même solution additionnée d'eau distillée et de 34 gouttes NH_3 $\frac{n}{10}$, — quantité suffisante pour saturer tout l'acide et alcaliniser légèrement la liqueur, — pendant

1 heure 20 [1], DELAGE a réussi à se constituer un procédé très supérieur, quant à l'abondance des résultats obtenus, en employant, dans des conditions très voisines de celles qui viennent d'être indiquées, le tannin, puis NH_3. Il a reconnu, enfin, que, le tannin et NH_3 étant respectivement un acide et une base faibles, ils pouvaient agir mélangés dans la même solution, dans une proportion de 15 centigrammes de tannin et de 3 c. c. NH_3 *n* pour 1 litre de la solution. Les œufs restent dans cette solution 1 heure : leur segmentation commence 3 ou 4 heures après qu'elle a été remplacée, par décantation, par de l'eau de mer stérile. Ce procédé nouveau au *tannate d'ammoniaque* est considéré par DELAGE comme étant, par rapport à l'oursin, un équivalent pratique du procédé par CO_2 chez l'Astérie ('08_1, etc.).

Ces dernières séries d'expériences de LOEB et de DELAGE ont provoqué entre eux une discussion (notes à l'Académie des sciences, en 1907 et 1908) où plusieurs questions d'ordre expérimental ont été posées : il convient de les signaler avant d'entrer dans l'examen des théories.

1° *La présence des sels normalement contenus dans l'eau de mer est-elle nécessaire?* — DELAGE a remplacé, comme véhicule de son réactif (tannate de NH_3) la solution hypertonique de ses premières expériences par des solutions pures de tel ou tel sel, ou même de non-électrolytes : il a obtenu des résultats excellents avec NaCl, médiocres ou très médiocres avec $CaCl_2$, KCl, SO_4Na_2. Il a trouvé avantageux des mélanges contenant deux ou trois de ces sels, dans des proportions déterminées, telles que la suivante :

$$70\ NaCl,\ 26\ MgCl_2,\ 6\ KCl,$$

qui par parenthèse ne s'éloigne pas énormément de celle de la solution de VAN'T HOFF [2]. D'autre part, DELAGE a montré, en continuant les mêmes expériences, qu'une fraction très importante

---

[1] DELAGE a trouvé que l'alcali, aussi bien que l'acide, est absolument indispensable dans une expérience ainsi conduite. LOEB, tout en admettant que l'alcalinité de la solution hypertonique n'est pas nécessaire pour les œufs préalablement traités par un acide gras, montre qu'un degré d'alcalinité qui paraît, en fait, être assez voisin de celui des solutions de DELAGE permet d'abréger la durée du séjour de ces œufs dans la solution (v. ses tables de résultats : '07_3, p. 196-197, ou 09_3, p. 91-92).

[2] LOEB ('09_3, p. 43) insiste sur l'avantage qu'il y a, pour obtenir une grande quantité de larves, à employer des solutions aussi rapprochées que possible de la composition de l'eau de mer.

(70 %) de la solution à laquelle on ajoute le tannin et l'ammoniaque pouvait être constituée par une solution de saccharose pur : même employée seule, c'est-à-dire sans aucune addition de sels, cette dernière solution ne rend pas impossible le développement (*blastula*), tout en l'altérant notablement dans la plupart des cas (égrènement des blastomères). — Mais il faut bien se rappeler ici que toutes ces solutions n'agissent sur les œufs non fécondés que pendant un temps assez court (1 heure environ), et que le développement s'accomplit ensuite dans l'eau de mer. Tout ce que prouvent donc à cet égard les expériences de Delage, c'est que la présence dans le milieu des différents sels de l'eau de mer, dans des proportions plus ou moins voisines de celle dans laquelle ils y sont contenus, ne peut pas être considérée comme étant le facteur décisif de la *mise en train* du processus parthénogénétique : il va sans dire que ni Delage ni personne n'a jamais songé à soutenir qu'elle soit une condition inutile à *l'accomplissement* du développement (v., à ce sujet, les expériences de Herbst et de Loeb mentionnées p. 302). — D'autre part, Loeb a rappelé que dès 1900, il avait provoqué des développements d'*Arbacia* (jusqu'à la *blastula*) par le saccharose pur, et il a, en répondant à Delage, donné la liste de toute une série de solutions pures (saccharose, NaCl, KCl, etc.), permettant d'obtenir, dans les mêmes conditions, une proportion fréquemment très élevée de développements avec *Strongylocentrotus* (de Californie). Il semble donc bien que sur ce premier point, aucun désaccord réel n'existe entre les auteurs.

2° *L'hypertonie de la solution est-elle nécessaire?* — Cette seconde question est plus délicate. Delage, après avoir d'abord employé comme véhicule de son réactif des solutions hypertoniques, c'est-à-dire d'une pression osmotique plus élevée que celle de l'eau de mer, a constaté dans la suite que cet excès de pression osmotique apparaissait comme inutile, ou même nuisible au succès de son procédé au tannate d'ammoniaque. Ayant déterminé, par le calcul, la concentration pour laquelle une solution pure de saccharose peut être considérée comme ayant même pression osmotique que l'eau de mer (388 gr. de saccharose par litre, soit environ une solution $\frac{9}{8}$ n), il a trouvé que le mélange de 700 c. c. de cette solution à 300 c. c. d'eau de mer stérile constituait un milieu excellent pour l'action du tannin et de l'ammoniaque, ajoutés dans les proportions indiquées

plus haut (0 gr. 15 de tannin préalablement dissous dans l'eau distillée, 3 c. c. NH_3 $\frac{n}{10}$). — Une solution pure de NaCl, ayant une pression osmotique égale théoriquement à celle de l'eau de mer, peut même être diluée de 10 et 15 % d'eau distillée, et donner encore de très bons résultats par le même procédé (tannin et NH_3). — De ces faits, Delage a conclu que l'hypertonie des solutions n'est pas une condition générale de la Parthénogénèse artificielle ('07 et '08).

A cette interprétation, Loeb a répondu par des séries d'expériences quantitatives portant sur la variation du pourcentage des larves obtenues en fonction de la concentration des solutions et de leur durée d'action, et qui lui ont donné les résultats suivants [1] :

1° Si on cherche à déterminer, en prenant l'eau de mer pour base, combien de c. c. de solutions $2\,n\,\frac{1}{2}$ de NaCl, etc., de saccharose doivent être ajoutés à 50 c. c. d'eau de mer pour obtenir un pourcentage de larves aussi élevé que possible (optimum de concentration), on obtient pour les différents sels et pour le saccharose des chiffres assez voisins, quoique pourtant notablement différents : par exemple, 8 c. c. pour NaCl, 10 c. c. pour le saccharose. L'élévation utile de la pression osmotique est donc à peu de chose près la même.

2° Si on emploie des solutions pures, d'une concentration moléculaire correspondant à celle qu'indique l'abaissement du point de congélation de l'eau de mer, on constate, d'après Loeb, que la solution de saccharose dont la pression osmotique peut être considérée (en tenant compte de la dissociation des électrolytes) comme égale à celle de l'eau de mer agit en réalité aussi fortement (= donne un pourcentage de larves aussi élevé, dans un temps donné) qu'une solution de NaCl d'une pression osmotique bien plus élevée. — On peut d'ailleurs, suivant lui, observer directement que les œufs diminuent de volume dans une telle solution [2], et que la même concen-

---

[1] Dans ces expériences, le traitement par les solutions hypertoniques succède à la formation de la membrane par l'acide butyrique, qui permet à Loeb d'obtenir sûrement des pourcentages de développements très élevés (jusqu'à 100 %), pour les concentrations et les durées convenables.

[2] Bataillon vient de publier, de son côté, que des œufs de *Rana fusca*, placés dans des solutions respectivement isotoniques de NaCl, $MgCl_2$ et de saccharose, subissent des altérations beaucoup plus graves dans la solution sucrée après 2 ou 3 heures, la fécondation est impossible, seulement pour les œufs ayant séjourné dans cette solution ('09$_1$).

tration en saccharose suffit à empêcher la segmentation des œufs fécondés. — Cette solution, tout en étant physiquement *isosmotique* avec l'eau de mer, aurait donc une action déshydratante très intense sur l'œuf : elle serait « *hypertonique* » par rapport à lui [1].

3° Si enfin on calcule, en atmosphères, la pression osmotique totale correspondant à la concentration optimum : *a*) de solutions pures de saccharose, glucose, NaCl, etc. ; *b*) de solutions comprenant 50 c. c. de saccharose $\frac{6}{8}$ *n*, plus un certain nombre de c. c. des mêmes corps, on trouve qu'elle est, pour tous ces corps (sauf naturellement le saccharose lui-même) notablement inférieure dans le second cas à ce qu'elle est dans le premier (26,91 au lieu de 30, 28 pour NaCl ; 27,36 au lieu de 30,95 pour KCl, etc.), ('08_9) [2].

De l'ensemble de ces expériences, il semble qu'il soit légitime de conclure, en tous cas, que la pression osmotique *théorique* des solutions ne puisse pas être considérée comme donnant à elle seule la mesure de leur action sur la Parthénogénèse artificielle.

3° *L'oxygène est-il nécessaire ?* — Partant de ses anciennes expériences sur la nécessité de O_2 pour le développement des œufs fécondés (v. p. 303), LOEB a fait, depuis le commencement de ses

---

(1) LOEB explique cette contradiction apparente en admettant qu'il se produit, dans une telle solution, une diffusion de sels de l'intérieur de l'œuf vers le milieu, plus rapide que la pénétration du sucre dans l'œuf : en conséquence, la pression osmotique de ce dernier s'abaisserait, et le milieu deviendrait réellement hypertonique par rapport à lui. — Il faut ajouter, cependant, que LOEB ne considère pas comme démontré que ses solutions de saccharose n'aient pas une pression osmotique *réelle* supérieure aux valeurs théoriques : ce qui naturellement fournirait une explication plus simple du phénomène. (ARRHENIUS, dans une lettre à LOEB, indique qu'il peut être interprété d'après la théorie physico-chimique des solutions : LOEB, '09_3, *Die Entw. erregung*, p. 99). — Le même doute paraît devoir légitimement s'étendre aux solutions de DELAGE, dans lesquelles le tannin et l'ammoniaque ne restent pas sans doute inactifs sur les composants de l' « eau de mer sucrée » ou autres solutions (cf. d'ailleurs DELAGE et DE BEAUCHAMP, '07 in fine, et DELAGE, '08_7, en faveur de la possibilité d'une action « spécifique » du sucre).

(2) Peut-être convient-il de rapprocher de ces expériences de LOEB le résultat suivant obtenu par DELAGE (avec le tannin et l'ammoniaque) : pour un mélange de solutions pures de NaCl et de saccharose, de même pression osmotique que l'eau de mer (théoriquement), la proportion optima est : 70 NaCl, 30 saccharose ; si on emploie au lieu de NaCl une « eau de mer artificielle » contenant NaCl, KCl, $MgBr_2$, dans des proportions voisines de celles de l'eau de mer (cf. p. 333), la proportion optima du mélange total devient : 30 eau de mer artificielle, 70 saccharose. DELAGE l'a conservée avec l'eau de mer naturelle.

recherches sur la Parthénogénèse artificielle, un grand nombre d'expériences nouvelles sur le rôle de O_2 dans les processus qui y sont impliqués. — En 1902, il crut constater que la présence d'HO-ions libres (alcalinité) et celle de O_2 étaient l'une et l'autre des conditions nécessaires de la maturation des ovules d'*Asterias forbesii* dans l'eau de mer et de la *mort* qui suit rapidement la maturation, si la fécondation ou la Parthénogénèse artificielle ne vient pas l'empêcher ('02₄). — Cette observation, en ce qui concerne CO_2, a été confirmée dans une certaine mesure par TENNENT et HOGUE, qui ont trouvé que l'eau de mer + CO_2 (procédé de DELAGE) retarde le processus de la maturation ('06) ; mais d'autre part, DELAGE a signalé que ce procédé, si on l'applique au moment où la maturation est déjà commencée, et qu'on le fasse suivre du développement dans l'eau de mer naturelle, donne des résultats d'autant plus favorables qu'un long barbotage préalable de CO_2 a purgé plus complètement de O_2 l'eau de mer dans laquelle CO_2 agit (pendant 1 h. 1/2). — Enfin, RALPH S. LILLIE a montré récemment qu'un séjour des ovules d'*Asterias forbesii*, pris à la phase convenable de leur maturation, dans de l'eau de mer additionnée d'une faible quantité de KCN (concentration totale dans l'eau de mer : $\frac{n}{2000}$) permet d'obtenir, par l'élévation momentanée de la température (35° pendant 70 secondes), un nombre de développements (*blastula*, *gastrula* et même *bipinnaria*), très supérieur à celui que fournit le même procédé avec de l'eau de mer normale. La même action favorisante de KCN se manifeste, que l'élévation de la température ait lieu avant, pendant ou après le séjour dans la solution de KCN : ces changements dans l'ordre des opérations n'entraînent que des changements, d'ailleurs importants, dans la valeur absolue des résultats, et surtout dans la durée optima des différentes phases du traitement (1).

(1) Il est tout à fait remarquable que les deux facteurs ainsi combinés par LILLIE aient l'un et l'autre une action de sens opposé sur la maturation et sur la mise en marche du développement : la chaleur agissant *avant* la dissolution de la vésicule germinative empêche d'une façon *définitive* les processus de maturation (chez *Asterias* : cf. LOEB, *Die Entw. erregung*, p. 13 et 159) ; KCN les retarde sans les empêcher absolument ; au contraire, la chaleur agissant après le commencement des processus de maturation, et de préférence *aussi tôt que possible* après la disparition de la vésicule germinative, provoque le développement, et KCN favorise son action de la façon la plus nette sans être cependant capable de provoquer aucun développement par lui-même. (Il va sans dire néanmoins que le développement ne se produit qu'après le retour dans l'eau de mer normale). — Ces résultats de LILLIE, appuyés sur des tables d'expériences on

Chez les oursins, LYON a obtenu, dès 1903, des segmentations de *Strongylocentrotus lividus* (à Naples) en traitant les ovules par KCN : il a eu ainsi des larves, et même quelques *pluteus*. — D'autre part, LOEB a montré que l'addition de faibles doses de KCN n'empêche pas, chez *Strongylocentrotus purpuratus*, la formation de la membrane par les acides gras ou par la fécondation. Mais il a cru établir : *a*) que la présence de O_2 est une condition nécessaire des processus de désintégration qui se produisent après ce traitement, lorsque les œufs ont été replacés dans l'eau de mer : un courant de H traversant l'eau de mer, l'addition de KCN ou simplement l'abaissement de la température à 2-5°, maintiennent les œufs en état de se développer grâce à un traitement ultérieur, ou parfois même suffisent à provoquer le développement d'un petit nombre d'entre eux, comme dans les expériences de LYON [1] ; *b*) que la présence de O_2 est également nécessaire pour que *les solutions hypertoniques* produisent sur les œufs *non fécondés* (ayant ou n'ayant pas formé préalablement une membrane) les deux séries d'effets qu'elles comportent, c'est-à-dire : α) la mise en marche du développement (après le retour dans l'eau de mer), si leur action n'a pas été trop prolongée ; β) la destruction de l'œuf suivant un mode spécial « cytolyse noire » [2] si leur action a été plus prolongée : le courant de H, l'addition de KCN laisse ces œufs intacts, et susceptibles de se développer normalement si on les féconde ensuite ou qu'on expose simplement à l'air, pendant un temps convenable, la solution hypertonique où ils sont placés [3].

DELAGE, en privant de O_2, soit par le vide, soit par un barbotage

---

ne peut plus claires et démonstratives, paraissent enlever toute espèce de sens aux discussions qui consisteraient à opposer les expériences de LOEB, montrant que O_2 est nécessaire à la maturation d'*Asterias*-'02₄ de *Lottia*-'05₃) et celles de DELAGE, qui prouvent qu'il est inutile ou même nuisible à la *mise en train* du développement (d'*Asterias*-'07₃), quoique évidemment nécessaire au *développement* lui-même.

(1) Plus récemment encore, LOEB a obtenu par ce procédé (1 à 2 c. c. de KCN à 1/20 °/₀ pour 50 c. c. eau de mer), employé un certain temps (45 à 120 minutes) après la formation de la membrane, un développement de presque tous les œufs, parfaitement normal, et très supérieur, à ce point de vue, à celui que provoquent les solutions hypertoniques ('09₃, p. 73 et suiv.).

(2) Voir des figures représentant ce mode de destruction des œufs dans le livre récent de LOEB, *Die Entw. erregung*, p. 52-53.

(3) LOEB insiste tout particulièrement sur ce fait que l'action préservatrice du manque de O_2 est beaucoup plus efficace sur les œufs *non fécondés* que sur les œufs *fécondés*.

de N, ses solutions au tannate d'ammoniaque, a constaté seulement une diminution du nombre des larves, d'ailleurs normales et parfaitement aptes à devenir *pluteus*, et cette diminution elle-même lui paraît pouvoir être due à d'autres causes que l'extraction de O_2, probablement incomplète, dans le procédé de Loeb et dans le sien [1]. — Loeb, en opérant avec une solution pure de saccharose de la même concentration que celle de Delage ($\frac{9}{8}$ *n*), mais sans tannin ni ammoniaque, maintient que l'extraction de O_2, pourvu qu'elle soit complète, supprime absolument tout développement. — La question paraît être de celles qui peuvent être considérées comme résolues, ou du moins comme susceptibles de l'être, par rapport aux conditions expérimentales où s'est placé chacun d'eux.

C) *Hypothèses sur le mode d'action des procédés de la Parthénogénèse artificielle.* — La première impression que laisse l'ensemble des expériences qui viennent d'être analysées doit évidemment être celle d'une grande diversité de procédés. Aussi comprend-on que plusieurs auteurs, par exemple Morgan ('99), Delage, dans la première période de ses expériences ('01), Tichomiroff ('02) aient émis l'opinion que ces agents n'ont rien de spécifique, et que toute « *excitation* » susceptible d'agir sur l'ovule sans le détruire immédiatement doit, par là même, mettre en marche un développement plus ou moins normal et plus ou moins prolongé. Cette hypothèse a l'avantage d'expliquer a priori d'une façon commode, quoique assurément un peu vague, tous les résultats positifs ou négatifs qui ont pu ou pourront être obtenus, mais elle ne tient pas compte d'un fait important que l'exposé qui précède a dû mettre en lumière, à savoir : la valeur extrêmement inégale de ces résultats, suivant qu'ils sont dus à tel ou tel procédé, employé dans telles ou telles conditions. Or il est clair que c'est dans l'étude positive de ce fait que réside, au point de vue qui nous occupe, tout l'intérêt scientifique du problème.

La critique a déjà plus de prise sur l'hypothèse par laquelle Delage a remplacé provisoirement la précédente, lorsqu'il a constaté

---

[1] Il est intéressant de remarquer que Delage et de Beauchamp ('07) signalent la rapidité avec laquelle leur réactif, le tannate d'ammoniaque, noircit en absorbant l'O_2 de l'air, tout en ajoutant que, si on compare les divers phénols, on trouve que leur activité sur la Parthénogénèse artificielle n'est pas proportionnelle à leur affinité pour O_2.

l'action si générale et si efficace de CO_2 sur *Asterias* ('02). L'acide carbonique, saisissant l'ovule d'*Asterias* au cours de sa maturation, agirait sur lui comme un « poison temporaire » : il suspendrait, pour un temps, les divisions maturatives, qui, après le retour dans l'eau de mer normale, reprendraient, en s'orientant, cette fois, dans la voie de la segmentation. Cette hypothèse, encore un peu vague, n'est probablement pas indispensable par rapport au cas particulier étudié par Delage ; elle n'a certainement pas une valeur générale. Contre elle plaident, en effet : la possibilité d'un commencement de segmentation dans les solutions hypertoniques faibles (Loeb), l'influence positive de la température sur l'efficacité de ces solutions (déjà signalée par Lyon '03 et étudiée plus tard à ce point de vue par Loeb '06), et aussi, peut-être, l'opposition de sens que nous avons signalée (p. 337) entre les actions de beaucoup de facteurs (chaleur, KCN : Lillie '08) sur la maturation et sur le développement. On peut, aujourd'hui, considérer comme démontré expérimentalement que l'action d'un très grand nombre des agents de la Parthénogénèse artificielle, ou même de tous, résulte d'autre chose que d'un *arrêt* plus ou moins prolongé de processus s'accomplissant normalement dans l'ovule.

Parmi les hypothèses d'esprit physico-chimique, une des plus simples et des plus compréhensives à la fois est certainement celle de la *déshydratation*, sur laquelle ont insisté, en particulier, Giard et Bataillon ('00, et plus tard). Les expériences récentes par lesquelles Loeb ('08) a répondu à celles de Delage montrent qu'on ne saurait, même aujourd'hui, la considérer comme réfutée par le fait qu'on peut obtenir la Parthénogénèse arficielle avec des solutions d'une pression osmotique théoriquement égale à celle de l'eau de mer. Elle a, en outre, l'avantage de paraître se prêter, dans une certaine mesure, à une vérification par l'observation directe, et on remarquera facilement plus loin que certaines des observations cytologiques de Morgan, de Wilson (p. 347 et suiv.) pourraient sans doute être interprétées en sa faveur. Elle a l'inconvénient de ne paraître pouvoir rendre compte (sauf étude ultérieure) ni de l'action d'une chaleur courte et modérée (Lillie), ni de l'action spécifique de certains sels (au moins comme adjuvants : Delage), ni de celle des acides (souvent même de certains acides : Loeb, Lillie) ou des alcalis en solution très diluée, etc.. Enfin, serait-elle vraie, elle ne s'appliquerait évidemment qu'à l'action immédiate des solu-

tions, ou, peut-être, aux phénomènes, qui la suivent directement (formation d'asters, etc.) et laisserait à chercher comment une perte d'eau peut mettre en jeu, à partir de ces phénomènes, une activité de segmentation régulière et prolongée.

Loeb a fait effort, à diverses reprises, pour donner une définition, au moins provisoire, de la nature physico-chimique du processus intime qui la détermine. Guidé par l'importance croissante que prend dans les travaux de Biologie générale, la notion physico-chimique des actions catalytiques (1), il a songé d'abord à attribuer une action de ce genre aux ions de ses solutions ($'99$, $'00_3$) (2). Cette conception s'étant trouvée trop simple (3), il pensé ensuite que l'action commune des divers procédés de la Parthénogénèse artificielle pouvait tenir à ce que tous aboutissent, par des voies différentes, à la mise en liberté (ou à l'activation) d'une substance ou d'un groupe de substances capables d'agir, conformément à la définition générale des substances catalytiques, en modifiant la vitesse de certaines réactions ($'01_1$) (4) Plus récemment, il s'est appuyé sur ses expériences relatives au rôle de O_2 pour développer l'idée que ces substances pourraient être des oxydases, et qu'une partie au moins des processus dont dépend la segmentation (« synthèse de la chromatine » : v., p. ex., *Dynamique,* p. 313, 318) consisterait en des phénomènes *d'oxydation*. Enfin, sous l'influence du progrès des expériences, ses idées ont pris une forme plus complexe qu'on peut résumer ainsi : 1° L'action des acides, etc., qui se traduit par la formation de la membrane, consisterait dans une liquéfaction, suivie de dédoublement, de certains lipoïdes, peut-être de la lécithine, contenue en grande quantité dans l'ovule ; cette première série de réactions (lipolyse) fournit les matériaux chimiques nécessaires à la « synthèse de la nucléine », par exemple le groupe phosphorique nécessaire à

(1) Rappelons la définition des actions catalytiques que Loeb emprunte à Ostwald : « On appelle catalytiques les processus dans lesquels la *vitesse de la réaction* est changée par la présence de corps qui se retrouvent à la fin de la réaction dans le même état qu'au commencement. Ces corps ne modifient que la vitesse de la réaction ; ils n'interviennent pas dans sa formule » (*Dynamique,* p. 20).

(2) *Untersuch.*, p. 24, p . 148.

(3) En présence, notamment, du rôle capital de la pression osmotique, que Loeb a bientôt reconnu ($'00_5$).

(4) *Untersuch.*, p. 230-1. — La mise en liberté d'« enzymes » avait été envisagée par Giard, dès 1900 ($'00_1$), comme une conséquence possible de la déshydratation, ou de la réhydratation qui la suit.

la construction de l'acide complexe de la « nucléine » ; 2° chez certains œufs (*Asterias*, etc.), la « synthèse de la nucléine » se produit immédiatement à l'aide de ces matériaux ; elle implique des oxydations [1] ; 3° chez d'autres œufs (*Strongylocentrotus*, etc.), une action correctrice est nécessaire, — celle des solutions hypertoniques, — qui exige également le concours de l'oxygène. Le point essentiel de cette théorie est, en somme, la réduction de l'activité interne qui se traduit par la segmentation à l'action de catalyseurs *contenus dans l'œuf lui-même* (auto-catalyse) ('08_1). Loeb considère cette interprétation physico-chimique comme justifiée, dans ses grandes lignes, par les trois groupes de faits suivants : 1° le « coefficient de température » de l'action des solutions hypertoniques est extrêmement élevé : mesurée par l'inverse de la durée d'action nécessaire pour obtenir des larves nombreuses, elle augmente de 1 à 3 ou davantage encore pour une augmentation de 10° ; 2° cette action exige la présence de O_2 (v. plus haut) ; 3° elle augmente avec la concentration des HO-ions dans la solution ('08_9, p. 146).

Mathews, dans un travail récent ('07), a cherché à mettre en rapport la théorie de l'*oxydation* avec les phénomènes cytologiques.

Delage, quant à lui, incline aujourd'hui à penser que le mécanisme de la Parthénogénèse artificielle pourrait consister dans une *coagulation* [2] partielle (formation de la membrane vitelline) et dans une *liquéfaction* partielle (disparition de la membrane nucléaire) des colloïdes du protoplasma. C'est en partie d'après cette hypothèse théorique qu'il a été conduit à essayer l'action successive ou combinée des acides et des alcalis, puis celle des charges électriques positives et négatives ('07 et '08). Mais il reconnaît tout le premier qu'elle ne peut être considérée comme démontrée par les faits qu'elle a permis

---

[1] C'est sur ce point précis, et essentiel à la théorie de Loeb ('08_1, p. 4, 20 ; '09_3, p. 13) que celle-ci reste exposée, malgré toutes les réserves dont il l'entoure, à la critique expérimentale de Delage et de Lillie (Lillie, '08, p. 425-27 : les processus de l' « *initiation* » du développement, chez *Asterias*, sont de nature « essentiellement anaérobie »). Il est permis de se demander, d'ailleurs, si Loeb maintiendra longtemps cette partie de sa théorie, en présence des résultats, tout à fait voisins de ceux de Lillie, qu'il vient d'obtenir lui-même sur *Strongylocentrotus* (v. p. 338, n. 1).

[2] Loeb a signalé ('08_1, p. 19) les raisons pour lesquelles il a abandonné cette hypothèse. R. Lillie, qui était parti de cette idée, note également ('08, p. 378) que les températures les plus basses auxquelles on puisse attendre une coagulation par la chaleur (45°-50°) sont déjà trop élevées pour la Parthénogénèse artificielle.

de découvrir, et, en dernier lieu ('08$_7$) il suggère une interprétation nouvelle : — les procédés de la Parthénogénèse artificielle agiraient en modifiant la tension superficielle de l'ovule et, par là, la vitesse de ses échanges « dialytiques » avec le milieu, — qui, ainsi qu'il le signale lui-même, rapprocherait beaucoup ses vues de celles de Loeb.

En résumé, toutes ces interprétations des phénomènes de la Parthénogénèse artificielle ont surtout, jusqu'à présent, la valeur d' « hypothèses de travail » : leur peu de stabilité, la rapidité avec laquelle elles se remplacent d'un auteur à l'autre, souvent même d'une période à l'autre du travail du même auteur, montre assez qu'elles sont encore loin d'avoir atteint une structure adéquate à la diversité et à la complexité des conditions des expériences. Une remarque, qui n'entame pas la question, mais qui pourrait peut-être aider à la poser clairement, nous paraît se dégager de l'étude comparative des méthodes. Beaucoup d'entre elles se répartissent assez nettement en deux groupes : celles qui ne sont efficaces qu'à un stade bien déterminé de la vie de l'ovule, et qui sont souvent relativement simples et précises : par exemple, l'élévation de la température dans les expériences de Lillie ; celles dont l'efficacité est beaucoup plus générale et qui, en général, sont elles-mêmes plus complexes : par exemple, les acides dans les expériences de Lillie, la méthode double de Loeb ou le procédé au tannate d'ammoniaque de Delage. En d'autres termes, il semble que certains ovules tout au moins, — par exemple ceux d'*Asterias*, — traversent spontanément, après leur mise en liberté dans l'eau de mer, une période de susceptibilité pendant laquelle des actions relativement simples et définies suffisent à déterminer la mise en train de leur développement. En dehors de ce cas, il faut racheter, en compliquant les facteurs externes de l'expérience, ce qui lui manque du côté des conditions internes, — autrement dit, trouver moyen d'exercer, en même temps que l'action principale, d'autres actions préparatoires, auxiliaires ou compensatrices. On arrive ainsi, à force de recherches patientes et d'ingéniosité, à des procédés dont la valeur pratique peut être très grande, mais qui se prêtent mal à l'analyse à cause de l'énorme variété des réactions qu'ils peuvent déterminer, soit dans le milieu lui-même, soit, à plus forte raison, dans l'ovule (acides, tannin ou ammoniaque dans l'*eau de mer*, ou dans un mélange d'*eau de mer* et de *sucre*, etc.).

Si ces remarques étaient justes, elles pourraient conduire, semble-t-il, aux conséquences suivantes. — On n'admettrait pas *a priori* que l'aptitude d'une méthode à nous renseigner sur les caractères et le mécanisme intime des processus de la fécondation soit en raison directe de sa généralité, c'est-à-dire de l'étendue de ses applications *pratiques* à une même ou à plusieurs espèces. Car il se peut très bien que sa portée soit due, non pas du tout à ce qu'elle détermine seule, ou mieux que les autres, un ou deux phénomènes essentiels, mais au contraire à ce qu'elle réalise une combinaison particulièrement heureuse de facteurs, dont l'influence respective serait peut-être plus facile à dissocier dans certains cas singuliers. — On conserverait naturellement, et même on s'efforcerait de perfectionner et d'étendre, à cause de leur intérêt *zoologique*, les procédés qui permettent d'obtenir le plus haut pourcentage de larves normales et de les conduire à un stade de développement aussi avancé que possible (v. partie I). Mais en tant qu'on s'occupe d'analyse *physico-chimique*, on s'astreindrait à ne tirer de conclusions théoriques fermes que des expériences où l'on aurait employé des solutions chimiquement pures, et, d'une façon plus générale, fait intervenir des conditions *externes* exactement définies. Et l'on déterminerait quantitativement, mais d'après des critères précis, l'influence de chacune des variables physiques en jeu [1]. — Enfin, comme tout de même les facteurs physico-chimiques ne provoquent la Parthénogénèse artificielle qu'en tant qu'ils agissent *sur l'ovule*, on ne croirait pas inutile d'étudier directement les modifications apportées respectivement par chacun d'eux dans la structure ou les propriétés de la substance vivante qui le compose [2]. En fait, nous allons voir que c'est des observations cytologiques qui se sont dégagés plusieurs des résultats qui montrent le mieux l'importance des expériences de Parthénogénèse artificielle pour la Biologie générale.

---

[1] Il est impossible d'ailleurs de méconnaître les difficultés qui oppose à cette étude quantitative la variabilité individuelle des ovules déjà signalée plus haut : v. cependant, en ce sens, les expériences de Moore citées par Loeb, '09₃, p. 78 et suiv.

[2] Ecrivant dans le *Bulletin* qui a été l'œuvre de Giard, nous nous en voudrions de ne pas dire que ces quelques remarques nous paraissent être d'accord avec ses vues sur les conditions du progrès de la Biologie : v. sa vivante conférence sur l'*Evolution dans les sciences biologiques*, t. 41 du Bulletin, notamment p. 438-39. — Il va sans dire qu'elles concordent aussi, sur bien des points, avec les réflexions des auteurs dont le nom domine toute l'histoire de la Parthénogénèse artificielle, quoique, sur d'autres, les plus considérables d'entre eux nous paraissent les avoir quelquefois négligées.

V. *LE PROBLÈME CYTOLOGIQUE.*

A) *Formation d'une membrane autour de l'œuf.* — Le processus morphologique de la formation de la membrane autour d'œufs non fécondés a été étudié pour la première fois par HERBST, lorsqu'il a réussi à l'obtenir grâce à l'action de toute une série de substances : benzol, etc. (v. p. 299). Dans ces expériences, HERBST a trouvé qu'il se composait de deux parties distinctes et successives : 1° une modification chimique, accompagnée de durcissement, de la couche superficielle de l'œuf, modification qui peut atteindre, dans les différentes régions de la superficie d'un même œuf, tous les degrés de netteté, depuis l'indistinction jusqu'à la différenciation complète [1] ; 2° un soulèvement de la membrane ainsi formée, qui la fait ressortir optiquement en la détachant du reste de l'œuf. HERBST interprète ce dernier phénomène en admettant que l'œuf « sécrète » après la formation de la membrane, une substance gélatineuse qui se gonfle par absorption d'eau à travers la membrane. Il montre, en outre, que le processus est susceptible de se répéter : des œufs déjà pourvus antérieurement d'une membrane de fécondation en reforment une seconde dans le chloroforme [2] ('93$_1$).

Depuis le début des recherches sur la Parthénogénèse artificielle, l'apparition de la membrane a été signalée par quelques auteurs comme une conséquence, plutôt irrégulière, du traitement par les solutions hypertoniques (v. LEFÈVRE, '07, p. 104-105) : LOEB, en commençant à chercher un procédé qui permit de l'obtenir avec sûreté, a montré qu'on pouvait la provoquer, chez *Strong. purpuratus,* par des solutions concentrées : NaCl, saccharose $1\frac{1}{2}$ à $2\frac{1}{2}$ *n* ; il considère le processus tel qu'il s'accomplit dans ces solutions comme consistant dans une sorte de sécrétion d'une substance liquide, qui soulève la lamelle superficielle, soit immédiatement sur

---

(1) ZIEGLER, dans les expériences où il a réussi à séparer, au cours de la fécondation, le noyau mâle et le noyau femelle ('98), insiste sur la formation de la membrane autour du fragment contenant le noyau mâle : fait qui est généralement considéré (cf. WILSON, '00, p. 132) comme éliminant l'hypothèse d'une préexistence de la membrane. V. cependant, en faveur de cette hypothèse, SCHÜCKING ('03) et, sous réserves, les expériences de LOEB ('04$_1$, etc.) analysées ici même.

(2) TENNENT et HOGUE ont observé le même phénomène chez des œufs d'*Asterias* préalablement traités par CO_2 et fécondés 20 ou 30 minutes après leur retour dans l'eau de mer ('06).

tout le pourtour de l'œuf, soit d'abord par places, en formant un certain nombre de petites vésicules qui se rejoignent ultérieurement : lorsque la pression intérieure exercée sur ses différents points s'est égalisée, la membrane a pris et conserve sa forme sphérique ('04_1).

Dans la seconde période de ces mêmes recherches, les résultats de Loeb, provoquant la formation de la membrane ; *a*) par le benzol, l'amylène, etc., dans la solution même ; *b*) par une petite dose d'un acide de la série grasse, après le retour dans l'eau de mer, chez *Strong. purpuratus* et *Asterina,* ont été obtenus également :

d'une façon très irrégulière, par Herbst, chez le *Sphaerechinus* de Naples, avec le traitement par les acides gras (méthode de Loeb) ou simplement avec l'eau douce ('06_2) ;

d'une façon assez irrégulière encore par Tennent et Hogue chez *Asterias forbesii* avec le traitement par CO^2 (procédé de Delage) (1) ('06), et par Godlewski chez *Echinus microtuberculatus* avec le même procédé ('08) ;

d'une façon très constante, au contraire, par Lefèvre, chez *Thalassema,* par Ralph S. Lillie, chez *Asterias forbesii,* avec le xylol ou l'éther (dans la solution), avec les acides gras ou grâce à une brève élévation de la température (33° à 40°) agissant pendant une période convenable de la maturation (formation de la membrane après le traitement). Dans ce dernier cas (action de la chaleur), la membrane apparaît, 10 ou 15 minutes après le retour dans l'eau de mer normale, sous la forme d'une couche ondulée ou crénelée qui adhère étroitement à la surface de l'œuf; puis elle se détache graduellement, dit Lillie, à mesure que l'eau de mer pénètre dans l'espace qui la sépare de la surface de l'œuf, et prend ainsi, en 20 ou 25 minutes, un aspect régulier ('08, p. 385) (2).

B) *Formation d'asters et division.* — La formation d'astrosphères artificielles par les solutions salines plus concentrées que l'eau de mer ($MgCl_2$, NaCl dans l'eau de mer) a été, nous l'avons vu, le

(1) Delage, personnellement, n'attribue pas une grande importance à la formation de la membrane : il la considère comme n'ayant pas d'influence nette sur la suite du développement.

(2) Goldschmidt et Popoff ont étudié la formation de la couche hyaline sous-jacente à la membrane de fécondation chez des œufs fécondés de *Strong. lividus* et d'*Echinus microtuberculatus,* dans de l'eau de mer plus ou moins concentrée : ils la considèrent comme étant due à une « différenciation ectoplasmique » sur place, et non à une « sécrétion » ('08).

fait qui a donné lieu aux premières observations de MORGAN. Ces astrosphères, qui se prennent dans la solution même, et en plus ou moins grand nombre suivant sa concentration et sa durée d'action, ont été étudiées par MORGAN sur du matériel fixé par le sublimé acétique ou les liquides picro-acétiques et coloré par l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN. Il en a trouvé de deux types : les unes laissent voir des rayons qui restent nets jusque dans la région centrale et se rencontrent en un point, tout en étant entourés d'un protoplasma dense, qui se colore intensément en bleu par l'hématoxyline au fer, et que MORGAN, pour cette raison, appelle *cyanoplasma* ; les autres se composent d'une région centrale claire, avec des rayons faiblement dessinés ou nuls, et d'une région périphérique comprenant rayons et *cyanoplasma*. Le rôle de ces astrosphères dans la division, — qui se produit après le retour dans l'eau de mer normale et fait apparaître immédiatement un nombre d'autant plus grand de cellules que le séjour dans la solution hypertonique a été plus prolongé, — se bornerait à séparer les chromosomes ; la division du cytoplasma se ferait autour de chaque noyau ainsi formé, sans rapport net avec la position des astrosphères (′99 et ′00).

MATHEWS a signalé comme un effet de l'agitation, chez *Asterias*, la formation d'astrosphères artificielles, visibles sous forme de taches claires (de 2 à 30) et la division directe en un plus ou moins grand nombre de cellules, qui en est la conséquence (′01).

Mais c'est EDM.-B. WILSON qui, en étudiant, sur *Toxopneustes*, les effets du traitement par l'eau de mer additionnée de $MgCl_2$, a décrit avec le plus de précision les phénomènes cytologiques déterminés par l'emploi de ce procédé. Sa description, faite, en partie, d'après des observations sur l'œuf vivant, distingue deux cas principaux : *a*) dans l'un, « le premier changement qui puisse être noté (dans la solution de Mg elle-même) est une modification du réseau cytoplasmique alvéolaire, qui perd son bel arrangement régulier et prend un aspect plus grossier et plus rude (stade 1). Ceci semble être dû à ce que les fins granules ou « microsomes » qui le composent s'agglomèrent en laissant entre eux certains intervalles; ils tendent aussi à se disposer en courtes lignes brisées irrégulières. Ce changement, qui se produit ordinairement en 10 à 20 minutes, est suivi de l'apparition d'une radiation vague dans le cytoplasma, laquelle a, d'une façon générale, le noyau pour centre, mais ne s'étend pas d'abord jusqu'à lui (stade 2). Cette *radiation primaire*

apparaît d'abord dans la partie extérieure du cytoplasma, puis s'étend de là vers l'intérieur jusqu'au noyau qu'elle finit par atteindre (30 à 60 minutes)... Les rayons paraissent consister en travées de hyaloplasma (substance continue), contenant des rangées irrégulières et interrompues de microsomes, entre lesquelles sont comprises les sphères alvéolaires, disposées elles aussi jusqu'à un certain point en rangées, mais jamais aussi nettement que dans le spermaster ». — « En tout cas, ajoute WILSON, la formation de la *radiation primaire* n'est vraisemblablement pas due à une action émanant du noyau, puisqu'elle apparaît avec une netteté égale ou même plus grande dans les fragments *non nucléés* qu'on peut obtenir en secouant les œufs. Elle est certainement, dans ce dernier cas, un phénomène purement cytoplasmique, et il est probable qu'elle est de la même nature dans les œufs entiers » ('01$_1$, p. 539-40). En même temps, le noyau augmente de volume : à un moment donné, la membrane nucléaire finit par disparaître, et la *radiation primaire* s'efface : ce moment est celui que WILSON choisissait pour reporter les œufs du Mg dans l'eau de mer [1].

Alors reparaît, dans une seconde période de l'évolution des mêmes œufs, une radiation nouvelle, mais se développant, cette fois, dans un sens centrifuge — du noyau vers la périphérie. Cet aster nouveau peut avoir deux foyers, situés chacun à un pôle de l'aire nucléaire, et on a alors des mitoses régulières; mais il peut aussi en avoir plus de deux ou n'en avoir qu'un seul : on a dans ce dernier cas, un *monaster*, incapable de répartir les chromosomes en deux groupes distincts, mais qui n'en fonctionne pas moins comme centre de division nucléaire; sous son action, on peut voir se produire, jusqu'à 6 fois de suite, la reconstitution du noyau, puis l'effacement de sa membrane, et ce dernier phénomène est suivi chaque fois d'une division longitudinale des chromosomes, qui se trouvent ainsi doubler de nombre à chacune de ces karyokinèses anormales.

b) Chez d'autres œufs apparaissent, dans la solution de Mg, des « *cytasters* » ou asters cytoplasmiques, visibles sous la forme d'une tache claire entourée de rayons, et dont la présence restreint

---

[1] WILSON insiste sur la correspondance parfaite de ces phénomènes avec ceux qui se produisent dans l'œuf fécondé : il interprète les lignes claires de la radiation comme dues à des courants centripètes de hyaloplasma, et pense que l'accumulation du hyaloplasma autour du noyau doit être en rapport avec l'augmentation de volume de celui-ci.

naturellement d'autant plus l'importance de la *radiation primaire* que leur nombre est plus grand. Comme la radiation primaire elle-même, ils se réduisent lorsque la membrane nucléaire disparaît. Quand la principale figure de segmentation se forme, les *cytasters*, jusque-là immobiles, émigrent vers la périphérie de la cellule, s'allongent parallèlement à sa surface, et y forment des figures de segmentation rudimentaires. Ces figures, dépourvues de chromatine, ne semblent aboutir qu'exceptionnellement à une division locale du cytoplasma (blastomères sans chromatine) [1]; en règle générale, elles paraissent plutôt entraîner, en réduisant la figure de segmentation principale, un retard dans la division normale de l'œuf, qui peut se trouver ainsi différée jusqu'au moment où plusieurs divisions nucléaires se sont déjà produites (phénomène de Loeb et de Morgan : v. p. 300 et 303). Mais Wilson signale et figure comme un phénomène fréquent, sinon absolument constant, la *division des cytasters* eux-mêmes, soit dans l'œuf entier où elle est synchrone de la division nucléaire, soit dans les fragments non nucléés. Tous ces derniers phénomènes peuvent se produire dans Mg et continuer dans l'eau de mer. — Wilson cite, enfin, de nombreux cas de formation d' « asters accessoires » dans les mitoses de maturation de beaucoup d'espèces animales ou végétales : il admet que, dans la fécondation, le centrosome introduit par le spermatozoïde (pièce intermédiaire) inhibe, par son activité supérieure, la formation d'autres centres ($'01_1$).

Dans une autre étude, Wilson montre qu'en traitant par l'éther des œufs de *Toxopneustes* 1 minute *après* la fécondation, c'est-à-dire avant que le pronocleus mâle et femelle aient fusionné, on peut obtenir la formation d'asters distincts et des divisions indépendantes du côté mâle et du côté femelle : il a obtenu, avec le même œuf, jusqu'à 8 cellules exclusivement mâles et 7 exclusivement femelles [2]. Si on opère après que s'est formée la première figure de segmentation et qu'on affaiblisse la solution d'éther par évaporation ou dilution, il se produit une série de divisions

---

[1] Ce n'est pas là la *seule* origine possible des blastomères sans chromatine : certains d'entre eux peuvent résulter du passage de toute la chromatine à l'un des pôles, dans une figure mitotique ordinaire.

[2] Cette méthode constitue, en somme, un équivalent extrêmement élégant de celle de Ziegler (séparation mécanique) et de toutes celles de la Parthénogénèse artificielle, en tant qu'elle dissocie l' « excitation au développement » et la conjugaison des noyaux.

nucléaires non suivies de division cytoplasmique, aboutissant à la formation d'un syncytium de 8 à 64 noyaux, véritable « blastula indivise dont la cavité a été supprimée » ; replacés dans l'eau de mer, ces œufs se divisent d'un seul coup en autant de cellules qu'ils contenaient de noyaux (phénomène de LOEB, NORMAN, etc., sur *Arbacia*). Entre autres phénomènes anormaux résultant de l'éthérisation, WILSON a observé le suivant : dans des cas où la chromatine a passé tout entière dans l'un des deux premiers blastomères, l'aster ne s'en divise pas moins des deux côtés, et il se forme ainsi successivement 2, 4, 8 et 16 blastomères, dont la moitié sans noyau, mais chacune de ces divisions achromatiques est suivie d'une fusion [1] ('01₂). — De toutes ces observations, WILSON conclut que les phénomènes intéressant respectivement les centrosomes, les noyaux et le cytoplasma doivent être considérés comme formant, dans la karyokinèse, trois cycles relativement distincts, mais que cependant les asters sont bien, contrairement à l'opinion de MORGAN, une expression directe des forces qui agissent sur la division du cytoplasma.

Chez *Asterias*, la « multiplication des figures astéroïdes » et la « dislocation des chromosomes » précédant la division cellulaire ont été signalées de bonne heure par DELAGE ('01₂) ; TENNENT et HOGUE, en étudiant sur des œufs vivants d'*Asterias forbesii*, les conséquences du traitement par CO_2, ont retrouvé exactement tous les phénomènes décrits par WILSON sur *Toxopneustes* ; toutefois il n'y a de *cytasters* que si le traitement par CO_2 a été trop prolongé : leur absence représente donc une condition favorable au caractère normal du développement.

Chez *Thalassema*, le traitement par les acides a permis à LEFÈVRE d'étudier, sur du matériel fixé (mélange picro-acétique de WILSON) et coloré (hématoxyline au fer) de nombreuses mitoses de maturation et de segmentation d'aspect tout à fait normal ; il n'a pas trouvé, en général, de cytasters, et n'a observé de division cytoplasmique qu'à la suite de mitoses régulières ou intéressant, du moins, une partie du matériel chromatique. Il a observé, en revanche, l'existence de monasters, — leur fonctionnement, entraînant la division longitudinale des chromosomes, tel qu'il a été décrit par WILSON, — et nombre d'autres phénomènes anormaux.

---

[1] Le même fait a été observé antérieurement par ZIEGLER ('98¹).

Enfin, chez les Vertébrés, BATAILLON signale (*Rana fusca*) « l'apparition de sphères actives et l'orientation du substratum achromatique » comme l'élément constant des phénomènes de segmentation, généralement très irréguliers, que détermine l'action des solutions hypertoniques ('04₂) (¹).

De l'ensemble de ces observations, on peut conclure, semble-t-il : 1° que la formation d'asters plus ou moins nombreux, plus ou moins régulièrement orientés, apparaît de plus en plus comme le trait dominant des phénomènes cytologiques de la Parthénogénèse artificielle ; 2° que ces asters paraissent bien être l'expression morphologique des forces qui déterminent les divisions successives de l'œuf, auxquelles la chromatine du noyau participe d'une façon plutôt passive (²).

Question de la *permanence* ou de la *formation de novo* des centrosomes. — On a vu qu'au début des recherches sur les phénomènes de développement qui peuvent se manifester dans les œufs non fécondés (auxquels manque, par conséquent, le centrosome actif introduit, dans la fécondation, par la « pièce intermédiaire » du spermatozoïde), R. HERTWIG, ZIEGLER inclinaient à admettre l'existence d'un centrosome femelle, d'un « ovocentre » susceptible d'agir sous le coup d'une certaine stimulation. Mais, dans les nombreux asters artificiels observés par MORGAN, par WILSON, y compris les « cytasters », — WILSON en particulier décrit et figure, d'après des coupes, un centrosome très net, qui ne peut être considéré comme un artifice de préparation : il a même constaté que ce centrosome était souvent double et il a pu, enfin, suivre et représenter sa *division* lors de la division du cytaster (mentionnée plus

(¹) De ces réactions, qui intéressent principalement le cytoplasma, semblent devoir être rapprochées les observations de SOMMER ('05) qui, en étudiant l'ovule ovarien des Ascidies (*Ciona intestinalis*, etc.) dans des solutions de NaCl plus ou moins concentrées, a constaté une diminution de volume de l'ovule (rapprochement des granulations cytoplasmiques), du noyau et du nucléole, et surtout une forme amiboïde du noyau, susceptible de s'atténuer ou de s'accentuer (augmentation de taille des pseudopodes) en raison des variations de la concentration, — et celle de R. LILLIE, ('08), qui signale l'activité amiboïde intense des œufs d'*Arbacia*, traités par les acides : fait qui semble témoigner en faveur d'un rôle des variations de la tension superficielle dans les phénomènes de la Parthénogénèse artificielle.

(²) Parmi les auteurs récents, KOSTANECKI ('04₂) est à peu près le seul à attribuer au noyau un rôle actif, dans les karyokinèses « intra-nucléaires », suivies de fusion des deux noyaux (cf. p. 356), qui, après lui, précèderaient normalement les mitoses suivies de division, dans la parthénogénèse de *Mactra*.

haut). Les cytasters se formant sur place et restant immobiles pendant assez longtemps, il est impossible d'échapper, en ce qui les concerne, à l'idée de la formation *de novo* de leur centrosome initial.

Mais WILSON étend la même conception au « centrosome primaire » de la figure de segmentation principale. Celui-ci apparaît, dès l'origine de la formation de la figure, comme un corps très distinct, entouré d'un aster, et appliqué contre la membrane nucléaire en l'un de ses points, qui est justement celui où elle commence à se dissoudre ; il reste ensuite nettement reconnaissable, sous la forme d'une plaque concave du côté des chromosomes. D'après WILSON, ce centrosome serait constitué par un filtrage à travers la membrane nucléaire : ainsi s'expliquerait son développement supérieur à celui des centrosomes des cytasters. D'abord unique comme dans le cas du monaster (?), le « centrosome primaire » se diviserait pour donner naissance au diaster normal : WILSON signale même des faits qui lui donnent à penser que la distribution des chromosomes dédoublés longitudinalement ne peut se faire normalement qu'entre des centrosomes issus par division d'un même centrosome ('01_1, p. 571).

Dans cette conception de WILSON, appuyée sur les observations les plus difficiles et les plus précises, deux parties sont à distinguer : *a*) la possibilité de la formation *de novo* des centrosomes, vérifiée par STEVENS sur des blastomères d'*Echinus* auquel leur centrosome a été enlevé, par YATSU sur des fragments non nucléés d'œufs de *Cerebratulus* ('05), n'a guère été contestée directement que par PETRUNKEWITSCH, qui a essayé de reprendre la vieille théorie de la stimulation de l'ovocentre ('04), mais a vu ses interprétations, sur ce point critiquées d'une façon décisive par WILSON ('05). KOSTANECKI ('04_2), cependant, signale l'absence de *centrioles* distincts dans les mitoses parthénogénétiques de *Mactra*, seulement lorsque les deux globules polaires ont été expulsés. Plus récemment, SCOTT, sur *Amphitrite*, et surtout LEFÈVRE, sur *Thalassema*, déclarent qu'il leur a été impossible de constater la persistance continue du centrosome à tous les stades des divisions successives de la segmentation et admettent, en conséquence, que sa formation *de novo* est un phénomène normal et régulier du développement, même chez les œufs fécondés ; *b*) beaucoup d'auteurs, et en particulier LEFÈVRE, sur *Thalassema*, n'ont pas réussi à mettre en évidence la division du centrosome signalée par WILSON chez *Toxopneustes* et, très

sommairement, par HUNTER chez *Arbacia :* TENNENT et HOGUE décrivent, cependant, chez *Asterias*, un écartement progressif des centrosomes de l'amphiaster, qui paraît bien témoigner en sa faveur.

C) *Expulsion des globules polaires ; participation du noyau aux phénomènes de la segmentation ; nombre des chromosomes.* — En ce qui concerne la partie des phénomènes du développement qui intéresse directement le noyau, ou plutôt la chromatine, une question qui a également un intérêt biologique très général se pose d'emblée : c'est celle de l'expulsion des globules polaires. Au début des recherches sur la Parthénogénèse artificielle, on a vu que O. HERTWIG ('90), BRAUER ('93) admettaient la théorie de WEISMANN d'après laquelle la Parthénogénèse, naturelle ou artificielle, serait liée à la non-expulsion du 2e globule polaire. MEAD paraît avoir été le premier qui ait signalé, dans ses expériences avec KCl sur *Chaetopterus*, la possibilité d'obtenir, après l'expulsion des deux globules polaires, un commencement de segmentation de l'œuf non fécondé. Depuis, DELAGE, qui avait d'abord cru à la rétention du 2e globule polaire ('01$_3$), a constaté, dans ses travaux avec CO_2, que la parthénogénèse d'*Asterias* peut être obtenue avant ou après l'émission des deux globules polaires, pourvu cependant que l'œuf soit déjà sorti de l'état de « repos » qui précède les mitoses de maturation et ne soit pas encore rentré dans celui qui les suit ('02$_3$, '04$_2$). BULLOT, sur *Ophelia*, KOSTANECKI, sur *Mactra*, ont également obtenu l'expulsion des globules polaires au début du développement, du moins pour une concentration et une durée d'action convenable des solutions hypertoniques. Parmi les travaux les plus récents, celui de SCOTT sur *Amphitrite* signale l'expulsion des globules polaires comme se produisant, quoique d'une façon irrégulière et souvent plus ou moins anormale, après le traitement par Ca $(NO_3)_2$; TENNENT et HOGUE la décrivent comme ayant lieu régulièrement, quoiqu'avec un retard accentué, après le traitement par CO_2 des ovules d'*Asterias forbesii* (1). LEFÈVRE signale, chez

(1) Ce résultat peut paraître en opposition avec une indication déjà un peu ancienne de DELAGE ('02$_3$), d'après laquelle les œufs qui n'auraient pas expulsé leurs globules polaires avant le traitement par CO_2 ne les expulseraient pas ensuite. Peut-être y a-t-il lieu d'étendre à CO_2 la distinction établie par R. LILLIE pour la chaleur : il y a suppression permanente de la maturation si le traitement agit *avant* qu'elle ait commencé (effacement de la membrane nucléaire), mais continuation dans le cas contraire.

Thalassema, le même retard dans la maturation : dans la grande majorité des cas, les deux globules polaires sont expulsés à la suite de mitoses régulières : il arrive même fréquemment qu'ils subissent plusieurs divisions, manifestant ainsi, sous l'influence du traitement chimique, une activité parthénogénétique rudimentaire, qui aboutit à la formation d' « embryons en miniature » pouvant compter jusqu'à 16 petites cellules ; dans d'autres cas, cependant, le second ou même les deux globules polaires peuvent être retenus, et LEFÈVRE figure des coupes qui lui donnent à penser que les deux noyaux formés par ces mitoses de maturation interne peuvent fusionner, comme le pronucleus mâle et le pronucleus femelle dans la maturation, ou peut-être même donner lieu directement à la formation de deux cellules égales : les œufs qui n'ont pas expulsé de globules polaires semblent être susceptibles de se développer normalement. — En résumé, il est hors de doute aujourd'hui que le développement peut se produire, dans les expériences de l'arthénogénèse artificielle, après que l'ovule a subi ses deux mitoses de maturation, et, par conséquent, la réduction chromatique ; ajoutons que VON BAEHR ('07) cite de nombreux cas où la formation des deux globules polaires a été constatée chez des œufs *naturellement* parthénogénétiques, et que la théorie de WEISMANN doit donc être abandonnée, même par rapport à la Parthénogénèse naturelle.

Ces faits, en montrant que le noyau des ovules parthénogénétiques ne contient que les éléments normaux d'une cellule sexuelle, donnent un intérêt considérable à son histoire au cours du développement. — D'après WILSON, la différenciation des chromosomes lors de la division peut se faire, chez les œufs parthénogétiques de *Toxopneustes*, suivant deux modes bien distincts et qui correspondent, en gros, avec deux séries de phénomènes cytoplasmiques distinguées plus haut : *a*) dans les œufs où les cytasters sont peu nombreux, le nucléole grossit, dans la solution de Mg, en même temps que le noyau, mais sa colorabilité ne change pas ; les chromosomes se forment indépendamment de lui dans le noyau, par accumulation de la substance chromatique, et il finit par disparaître avec la membrane nucléaire ; *b*) au contraire, dans les œufs à cytasters nombreux (œufs traités par des solutions plus fortes ou plus longtemps), il arrive qu'en même temps qu'il grossit fortement, il devienne *intensément colorable*, à l'exclusion de toute autre partie du noyau, puis prenne un aspect irrégulier, spongieux, et finalement

différencie, en le formant de sa propre substance, le *spirème* où se découperont les chromosomes. Ces observations surprenantes doivent-elles nous amener à considérer la chromatine comme une substance liquide, et susceptible d'être reprise ou abandonnée par une base achromatique? WILSON indique combien cette conception, si elle était établie d'une façon générale, serait difficile à concilier avec la notion morphologique classique de l'*individualité des chromosomes* ('01₄).

Ce qui est certain, en tous cas, c'est que, à la suite du traitement chimique, des karyokinèses, souvent tout à fait régulières, ont lieu, et que les chromosomes y apparaissent naturellement comme éléments distincts: quel va être leur *nombre?* Dès le début des recherches, R. HERTWIG ('96) signalait, dans le figures chromatiques provoquées par la strychnine, un nombre de chromosomes nettement inférieur à celui de l'œuf fécondé. WILSON, dans son travail sur *Toxopneustes* ('01₄), constatait la persistance, au cours de la segmentation, du nombre réduit des chromosomes: 18 au lieu de 36. DELAGE au contraire, a cru retrouver chez ses embryons parthénogénétiques de *Paracentrotus* et d'*Asterias* le même nombre de chromosomes que chez les embryons issus d'œufs fécondés, et, s'étant convaincu que le fait ne pouvait être attribué à la rétention du 2e globule polaire, il l'a interprété dans le sens d'une régulation du nombre des chromosomes: hypothèse qu'il avait déjà soutenu au sujet de ses expériences de *mérogonie* ('99) — Mais STEVENS, PETRUNKEWITSCH n'ont rien pu constater de semblable à cette régulation, et BOVERI a même soutenu que le nombre observé par DELAGE chez *Paracentrotus* et chez *Asterias* (18) et considéré par lui comme étant le nombre complet ou somatique (2 n), est en réalité le nombre réduit (n). En réalité, si on fait abstraction des cas de rétention d'1 ou de 2 globules polaires déjà signalés plus haut, notamment d'après LEFÈVRE, on peut dire que l'accord des auteurs paraît aujourd'hui à peu près complet sur ce point précis: toutes les fois que le noyau a été vraiment ramené, par la maturation, à l'état normal du pronucleus femelle dans les œufs fécondés, et *lorsque la segmentation commence et se poursuit normalement* à partir de cet état, il n'y a jamais, si loin qu'on puisse la suivre, de retour du nombre n des chromosomes au nombre 2 n: LEFÈVRE, en particulier, a constaté et figuré de la façon la plus nette la persistance du nombre réduit (12, chez *Thalassema*) dans des cellules des stades *blastula* et

gastrula. Cette persistance est-elle définitive et générale? il serait extrêmement intéressant, pour en déterminer la signification, d'amener les embryons issus de la Parthénogénèse artificielle jusqu'à l'état de maturité sexuelle, et d'étudier chez eux, les divisions réductrices qui donnent naissance aux cellules germinales (1).

Il convient cependant de mentionner certaines observations qui paraissent montrer comment *peut* se rétablir, — indépendamment de toute rétention du 2e globule polaire, — l'égalité du nombre des chromosomes entre les œufs artificiellement parthénogénétiques et les œufs fécondés. Kostanecki ('04_2) décrit chez les œufs de *Mactra* traités par KCl des « karyokinèses intra-nucléaires » dans lesquelles le noyau se diviserait, en doublant le nombre de ses chromosomes, en deux noyaux qui fusionneraient ensuite: fait à rapprocher, peut-être, du fonctionnement des monasters, nettement anormaux, décrits plus haut d'après Wilson et Lefèvre. — D'autre part, Tennent et Hogue ('06), en fécondant des œufs d'*Asterias* préalablement traités par CO_2, ont cru trouver que le nombre des chromosomes de la plaque équatoriale restait le même chez ces œufs que chez les œufs parthénogénétiques, simplement traités par CO_2 : à savoir 18 chez certains œufs, 36 chez d'autres. Il y aurait donc dans ce cas, non pas dédoublement des chromosomes chez les œufs parthénogénétiques, mais au contraire conjugaison des chromosomes mâles et femelles chez les œufs fécondés: en conséquence on aurait le même nombre de chromosomes, mais « univalents » chez les œufs parthénogénétiques, « bivalents » chez les œufs fécondés.

En résumé, l'ensemble des observations cytologiques confirme incontestablement l'idée que les procédés de la Parthénogénèse artificielle agissent, — non par « stimulation » d'un ou de plusieurs organes cellulaires nettement délimités et possédant déjà, antérieurement à cette « stimulation », une existence morphologique et des propriétés physiologiques définies (comme le système nerveux des animaux supérieurs avant l'acte réflexe), — mais par des modifications de l'équilibre physico-chimique de l'ensemble des substances contenues dans l'ovule (cytoplasma et noyau), — modifications dont le

(1) Rappelons, à ce sujet, que l'un au moins des oursins parthénogénétiques de Delage avait formé de nombreux spermatozoïdes bien différenciés ('09).

sens, la vitesse et la localisation sont évidemment déterminées par la composition et la disposition de ce milieu complexe, et dont l'analyse comporte, en conséquence, des difficultés techniques considérables. Malgré ces difficultés, le travail des expérimentateurs les a déjà rendus maîtres, dans une certaine mesure, de l'une au moins des deux grandes séries de phénomènes desquelles résulte la formation d'un être vivant : à savoir la mise en train d'un processus régulier de segmentation. L'autre et la plus importante, c'est-à-dire la transmission des caractères héréditaires, commence déjà, — par exemple dans les belles expériences où HERBST a utilisé le traitement par les acides (méthode de LOEB) comme facteur de l'hybridation, ('06-'09), — à devenir, à son tour, l'objet d'une prise de possession analogue [1].

Les résultats de ces dix années de recherches sur la Parthénogénèse artificielle, — quand bien même ils constitueraient (ce qui est loin d'être le cas) les seuls progrès réalisés dans le sens d'une analyse physico-chimique de la vie, — ne permettraient plus, à notre avis, de reprendre sans réserve le mot de WILSON : « L'étude de la cellule paraît avoir, à tout prendre, élargi plutôt que diminué l'énorme fossé qui sépare du monde inorganique les formes même les plus humbles de la vie » (*The Cell in Development and Inheritance*, 2e édition, 1900, p. 434).

---

[1] Une transition intéressante entre la Parthénogénèse artificielle et la fécondation normale vient d'être établie par l'étude histologique de KUPELWIESER ('09) sur les œufs d'*Echinus microtuberculatus* fécondés par des spermatozoïdes de *Mytilus galloprovincialis* (Istrie). Le centrosome du spermatozoïde se divise et donne naissance, — lorsqu'il n'y a pas eu polyspermie, — à une figure karyokinétique régulière, mais dans laquelle n'entrent que les chromosomes du noyau femelle. Le noyau mâle de *Mytilus* reste étranger à la karyokinèse : on le retrouve inclus dans un des blastomères du stade 2, puis il paraît dégénérer.

D'autre part, LOEB ('08) a obtenu de nombreux pluteus, de type maternel pur, en fécondant, dans de l'eau de mer légèrement alcaline (cf. p. 330) des ovules de *Strongylocentrotus franciscanus* par des spermatozoïdes de *Chlorostoma funebrale* (Mollusque), — et HAGEDORN ('09), en reprenant, sur *Strong. purpuratus* et *franciscanus*, l'ensemble des expériences de fécondation hétérogène déjà réalisées par LOEB, a obtenu d'une façon constante des *pluteus* ayant des caractères exclusivement maternels. Les expériences de KUPELWIESER montrent qu'il n'est pas possible de tirer de *toutes* ces expériences des conclusions relatives au mode de transmission des caractères héréditaires : il est indispensable de distinguer, dans l'ensemble des faits d' « hybridisation hétérogène » (LOEB), les cas où le noyau ♂ ne fait que provoquer la segmentation sans y participer et ne représente, en somme, qu'un agent parthénogénétique complexe, et ceux où il y a réellement *karyogamie*. (GODLEWSKI, '06, HERBST, '09).

INDEX ALPHABETIQUE

par noms d'auteurs et par dates.

ABDERHALDEN '04 : Neuere Versuche über künstliche Parthenogenesis und Bastardierung. (*Arch. Rass.-Gesellsch. Biol.*, t. I).

ARIOLA '01$_1$: La pseudogamia osmotica nel *Dentalium entalis* L., nota I. (*Mitteil. d. zool. Station zu Neapel*, t. XV).

— '01$_2$: La natura della partenogenesi nell' *Arbacia pustulosa*. (*Atti Soc. ligust. Sci. nat. geogr. Genova*, t. XII).

— '03$_1$: La pseudogamia osmotica nei Batraci, nota II. (*Arch. f. Entw. mechanik*, t. XVI).

— '03$_2$: Le ipotesi nella partenogenesi sperimentale e la fecondazione normale. (*Atti Soc. ligust. Sci. nat. geogr. Genova*, t. XIV).

— '06 : Pressione osmotica e potere fecondante nei nematospermi. (*D°*, t. XVII).

BAEHR (VON) '07 : Ueber die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Bacillus rossii*. (*Zoolog. Jahrbücher*, t. XXIV).

BARFURTH '96 : Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. II).

BATAILLON '00$_1$: La résistance des œufs d'*Ascaris* et la pression osmotique. (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LII).

— '00$_2$: La pression osmotique et l'anhydrobiose. (*D°*, d°).

— '00$_3$: Recherches expérimentales sur l'évolution de la Lamproie. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXX).

— '00$_4$: Pression osmotique de l'œuf et polyembryonie expérimentale. (*D°*, d°).

— '00$_5$: La segmentation parthénogénétique expérimentale chez les Amphibiens et les Poissons. (*D°*, t. CXXXI).

— '00$_6$: La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XI).

— '01$_1$: Sur la valeur comparée des solutions salines ou sucrées en tératogénèse expérimentale. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXII).

— '01$_2$: Sur l'évolution des œufs immatures de *Rana fusca*. (*D°*, d°).

— '01$_3$: Études expérimentales sur l'évolution des Amphibiens : les degrés de maturation de l'œuf et la morphogénèse. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XII).

— '02 : Nouveaux essais de parthénogénèse expérimentale chez les Amphibiens. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXIV).

— '03 : Segmentation parthénogénétique expérimentale chez les œufs de *Petromyzon planeri*. (*D°*, t. CXXXVII).

— '04$_1$: La segmentation parthénogénésique des œufs immatures de *Bufo* dans l'eau pure. (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LVI).

— '04$_2$: Nouveaux essais de Parthénogénèse expérimentale chez les Vertébrés inférieurs (*Rana fusca* et *Petromyzon planeri*). (*Arch. f. Entw. mech.* t. XVIII).

BATAILLON '04₃ : Les agents dits « spécifiques » en Tératogénèse et en Parthénogénèse expérimentales. (*D°*, d°).

— '05₁ : Nouvelles études sur l'équilibre physique des œufs d'Amphibiens au cours de la maturation. (*Arch. Zool. exp.*, 4e s., t. III).

— '05₂ : La parthénogénèse expérimentale d'après les derniers travaux de J. LOEB. (*D°*, d°).

— '06₁ : Imprégnation et fécondation. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLII).

— '06₂ : Nouveaux essais sur la maturation de l'œuf chez *Rana fusca*. La segmentation parthénogénésique provoquée par le gel et par l'eau distillée. (*D°*, d°).

— '07₁ : Sur l'émission des globules polaires chez *Rana fusca*. (*C.-R. Soc. Biol.* t. LXII).

— '07₂ : Les mouvements nucléaires préalables à la segmentation parthénogénésique chez les Anoures. (*D°*, d°).

— '08₁ : Les croisements chez les Amphibiens au point de vue cytologique. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLVII).

— '08₂ : Le substratum chromatique héréditaire et les combinaisons nucléaires dans les croisements chez les Amphibiens. (*D°*, d°).

— '09₁ : Le rôle de l'eau extérieure dans la fécondation et les premiers stades du développement chez *Rana fusca*. (*D°*, t. CXLVIII).

— '09₂ : Contribution à l'analyse expérimentale des processus de fécondation chez les Amphibiens. (*D°*, d°).

BOHN '03₁ : Influence des rayons du radium sur les animaux en voie de croissance. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXVI.)

— '03₂ : Influence des rayons du radium sur les œufs vierges ou fécondés et sur les premiers stades du développement. (*D°*, d°).

— '04 : Influence du milieu extérieur sur l'œuf. Parthénogénèses expérimentale et naturelle. (*Revue gén. Sciences*, t. XV).

— '05 : Sur le parallélisme entre le phototropisme et la parthénogénèse artificielle. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLI).

BONNET '99 : Gibt es bei Wirbeltieren Parthenogenesis ? (*Ergebnisse der Anatomie u. Entw. geschichte*, t. IX).

BOVERI '87, '88, '90 : Zellenstudien, I, II, III. (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, t. XXI, XXII et XXIV).

— '89 : Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. (*Sitz. ber. Ges. f. Morph. u. Physiol. München*, t. V).

— '95 : Ueber die Befruchtungs-und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. II).

— '01 : Zellenstudien, IV. Ueber die Natur der Centrosomen. (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, t. XXXV).

— '02 : Das Problem der Befruchtung. (Iena).

— '05 : Zellenstudien, V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und der Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. (*Jen. Zeistchr.*, t. XXXIX).

— '07 : D°, VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier (*D°*, t. XLIII).

Brauer '93 : Zur Kenntniss des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. (*Arch. f. mikroskop. Anatomie*, t. XLIII).

Bryce '03 : Artificial Parthenogenesis and Fertilisation, a Review. (*Quarterly Journal of microscop. Science*, t. XLVI).

Bullot '04 : Artificial Parthenogenesis and Regular Segmentation in an Annelid (*Ophelia*). (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XVIII).

Calkins '03 : Artificial Parthenogenesis in *Paramaecium*. (*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, t. XV).

Caullery (M.) et Mesnil (F.) '03, '04, '06 et '07 : Revue annuelle de Zoologie. (*Revue génér. Sci.*, t. XIV, XV, XVII et XVIII).

Delage (Y.) '99$_1$: Etudes sur la mérogonie. (*Arch. Zool. exp.*, 3e s., t. LXXI).

— '99$_2$: Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. (*D*e, de).

— (Y.) et (M.) '00 : Sur les relations entre la constitution chimique des produits sexuels et celle des solutions capables de déterminer la parthénogénèse. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXI).

— (Y.) '01$_1$: Les théories de la fécondation. (*Rev. gén. Sci.*, t. XII).

— '01$_2$: Sur la maturation cytoplasmique et sur le déterminisme de la parthénogénèse expérimentale. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXIII).

— '01$_3$: Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la Parthénogénèse artificielle chez les Echinodermes. (*Arch. Zool. exp.*, 3e s., t. IX).

— '02$_1$: L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogénèse expérimentale chez les Astéries. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXV).

— '02$_2$: Sur le mode d'action de l'acide carbonique dans la parthénogénèse expérimentale. (*D*e, de).

— '02$_3$: Nouvelles recherches sur la Parthénogénèse expérimentale chez *Asterias glacialis*. (*Arch. Zool. exp.*, 3e s., t. X).

— '03$_1$: Elevage des larves parthénogénétiques d'Astéries dues à l'action de l'acide carbonique. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXVII).

— '03$_2$: La parthénogénèse par l'acide carbonique, obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. (*D*e, de).

— '04$_1$: Elevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. (*Arch. Zool. exp.*, 4e s., t. II).

— '04$_2$: La parthénogénèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. (*D*e, de).

— '05$_1$: Nouvelles expériences de parthénogénèse expérimentale chez *Asterias*. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXL).

— '05$_2$: Influence de quelques facteurs sur la parthénogénèse expérimentale. (*D*e, t. CXLI).

— '05$_3$: Nouvelles expériences de Parthénogénèse expérimentale. (*Arch. Zool. exp.*, 4e s., t. III).

— '06 : Sur les adjuvants spécifiques de la parthénogénèse expérimentale. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLIII).

— '07$_1$: Sur les conditions de la parthénogénèse expérimentale et les adjuvants spécifiques de cette parthénogénèse. (*Arch. Zool. exp.*, 4e s., t. VI).

DELAGE '07₂ : La parthénogénèse expérimentale et les propriétés des solutions électrolytiques. (*Rivista di Scienza*, t. I, II).

— '07₃ : L'oxygène, la pression osmotique, les acides et les alcalis dans la parthénogénèse expérimentale. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLV).

— '07₄ : Développements parthénogénétiques en solutions isotoniques à l'eau de mer. Elevage des larves d'Oursins jusqu'à l'imago. (*D°*, d°).

— '07₅ : La parthénogénèse sans oxygène. Élevage des larves parthénogénétiques d'Astéries jusqu'à la forme parfaite. (*D°*, d°).

— '07₆ : Les revendications de M. LOEB dans la question de la parthénogénèse expérimentale. (*D°*, d°).

— et DE BEAUCHAMP '07 : Etude comparative des phénols comme agents de parthénogénèse. (*D°*, d°).

— '08₁ : Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. — Élevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite. (*Arch. Zool. exp.*, 4e s., t. VII).

— '08₂ : Les idées nouvelles sur la parthénogénèse expérimentale. (*Revue des Idées*, 5e année).

— '08₃ : La parthénogénèse à Roscoff et à Berkeley. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CLXVI).

— '08₄ : Solutions isotoniques et solutions isosmotiques. (*D°*, d°).

— '08₅ : La parthénogénèse expérimentale par les charges électriques. (*D°*, t. CXLVII).

— '08₆ : Sur le mode d'action de l'électricité dans la parthénogénèse électrique. (*D°*, d°).

— '08₇ : La parthénogénèse électrique. (*Arch. Zool. exp.*, 4e s., t. IX).

— '09 : Le sexe chez les oursins issus de parthénogénèse expérimentale. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLVIII).

DEWITZ '87 : Kurze Notiz über die Furchung von Froscheiern in Sublimatlösung. (*Biol. Centralb.*, t. VII).

DRIESCH (H.) '99 : Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. (*Ergeb. der Anat.*, t. VIII).

— '05₁ : Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von *Strongylocentrotus*. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XIX).

— '05₂ : Die Entwickelungsphysiologie von 1902 bis 1905. (*Ergeb. der Anat.*, t. XIV).

— '09 : Die Entwickelungsphysiologie, 1905-1908. (*D°*, t. XVII).

DUMÉRIL '47 : Rapport sur deux mémoires de M. BOURSIER, relatifs à des œufs d'un Bombyce du mûrier (dit ver à soie) qui furent fertiles sans avoir été fécondés par un mâle. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. XXV).

DUNGERN (E. VON) '02 : Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. (*Zeitschr. f. allg. Physiol.*, t. I).

FISCHEL (A.) '06 : Ueber Bastardierungsversuche bei Echinodermen. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXII).

— '09 : Ueber die Entwicklung des Echinodermeneies unter dem Einflusse chemischer Agentien. (*D°*, t. XXVII).

FISCHER (M. H.) '02 : Further experiments on artificial parthenogenesis in Annelids. (*Am. J. of Physiol.*, t. VII).

— '03₁ : How long does (*Arbacia*) sperm live in sea-water ? (*D°*, t. VIII).

— '03₂ : Artificial parthenogenesis in *Nereis*. (*D°*, t. IX).

— et OSTWALD (Wo.) '06 : Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung. (*Pfl. Arch.*, t. CVI).

GARBOWSKI '03 : Ueber parthenogenetische Entwicklung der Asteriden. (*Bull. Acad. Sci. Cracovie*, 1903).

GIARD (A.). '94 : L'*anhydrobiose* ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive. (*C.-R. Biol.*, t. XLVI).

— '99₁ : Sur le développement parthénogénétique de la microgamète des métazoaires. (*D°*, t. LI).

— '99₂ : Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires. (Vol. *Cinquantenaire Soc. Biol.*).

— '00₁ : Développement des œufs d'Echinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales : solutions salines et hybridation. (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LII).

— '00₂ : A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'Echinodermes (*D°*, d°).

— '01 : Sur la pseudogamie osmotique (Tonogamie). (*D°*, t. LIII).

— '03₁ : Dissociation de la notion de paternité. (*D°*, t. LV).

— '03₂ : Les faux hybrides de MILLARDET et leur interprétation. (*D°*, d°).

— '04₁ : Tonogamie : la chose et le mot. (*D°*, t. LVI).

— '04₂ : Sur la parthénogénèse artificielle par dessèchement physique. (*D°*, d°).

GIES (W. J.) '01 : Do spermatozoa contain enzyme having the power of causing development of mature ova ? (*Amer. J. of Physiol.*, t. VI).

GODLEWSKI (E.). '01 : Die Einwirkung der Sauerstoffes auf die Entwicklung von *Rana temporaria* und Versuch der quantitativen Bestimmung der Gaswechsels in den ersten Entwickelungsstadien. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XI).

— '06 : Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden-und Crinoidenfamilie. (*D°*, t. XX).

— '08 : Plasma und Kernsubtanz in der normalen und der durch äussere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. (*D°*, t. XXVI).

GOLDSCHMIDT et POPOFF '08 : Uber die sogenannte hyaline Plasmaschicht der Seeigeleier. (*Biol. Centralb.*, t. XXVIII).

GORHAM (P. P.) et TOWER (R. W.) '02 : Does potassium cyanide prolong the life of the unfertilised sea-urchins ? (*Amer. J. of Physiol.*, t. VIII).

GREEFF '76 : Ueber die Bau und die Entwickelung der Echinodermen, 5te Mitt., 1 : Parthenogenesis bei den Seesternen. (*Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beforderung der gesammt. Naturwissensch. zu Marburg*, 1876).

GREELEY (A. W.) '01 : On the analogy between the effects of loss of water and lowering of temperature. (*Amer. J. of Physiol.*, t. VI).

— '02₁ : Artificial Parthenogenesis in Starfish produced by a lowering of temperature. (*D°*, d°).

— '02₂ : La parthénogénèse thermique. (*Revue Scientifique*, t. XVII).

HAGEDOORN (A. L.) '09 : On the purely motherly character of the Hybrids produced from the Eggs of *Strongylocentrotus*. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXVII).

HENNEGUY (F.) '93: Sur la fragmentation parthénogénésique des ovules des mammifères pendant l'atrésie des follicules de Graaf. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXVI).

— '01 : Essai de parthénogénèse expérimentale sur les œufs de Grenouille. (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LIII).

HERBST (C.) '93$_1$: Ueber die Künstliche Horvorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern nebst einigen Bemerkungen über die Dotterhautbildung überhaupt. (*Biol. Centralb.*, t. XIII).

— '93$_2$: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums zur Entwicklung der Tiere, I. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. LV).

— '95 : D°, II. (*Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel*, t. XI).

— '96 : D°, III-IV. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. II).

— '97 : Ueber die zur Entwickelung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit, I. (*D°*, t. V).

— '98 : Ueber zwei Fehlerquellen, etc... (*D°*, t. VII).

— '00 : Ueber das Auseinandergehen von Furchungs-und Gewebezellen in kalkfreiem Medium. (*D°*, t. IX).

— '01 : Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit, II. (*D°*, t. XI).

— '02 : Vorläufige Uebersicht. (*Verhandl. d. Heidelberg. naturhist. med. Vereins*, t. VII).

— '04$_1$: Ueber die zur Entwickelung, etc., III. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XVII).

— '04$_2$: Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern, 2te Mitt. : Die Hervorrufung von Dottermembranen durch Silberspuren. (*Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel*, t. XVI).

— '06$_1$: Vererbungsstudien, I-III. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXI).

— '06$_2$: D°, IV. (*D°*, t. XXII).

— '07 : D°, V. (*D°*, t. XXIV).

— '09 : D°, VI. (*D°*, t. XXVII).

HERTWIG (O. et R.) '87 : Ueber den Befruchtungs und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, t. XX).

— (O.) '90 : Experimentelle Studien am tierischen Ei, vor, während und nach der Befruchtung. (*D°*, t. XXIV).

— (O.) '93 et '98$_1$: Die Zelle und die Gewebe, Fischer, Iena.

— '98$_2$: Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *esculenta*. (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. LI).

— (R.) '96 : Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleiers. (*Festschrift für Gegenbaur*, II, Engelmann, Leipzig).

HERTWIG (R.) '03₁ : Ueber Korrelationen von Zell-und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. (*Biolog. Centralb.*, t. XXIII).

— (R.) '03₂ : Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. (*Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München*, t. XVIII).

HOUSSAY (F.) '98 : Le rôle des phénomènes osmotiques dans la division cellulaire et les débuts de la mitose. (*Anat. Anz.*, t. XIV).

HOYER '07 : Ueber fermentative Fettspaltung. (*Zeitschr. f. physiol. Chemie*, t. L).

HUNTER (S. J.) '01 : On the production of artificial Parthenogenesis in *Arbacia* by the use of sea-water concentrated by evaporation. (*Amer. J. of Physiol.*, t. VI).

— '03 : On the conditions governing the Production of Artificial Parthenogenesis in *Arbacia*. (*Biolog. Bull.*, t. V).

— '04 : On the morphology of Artificial Parthenogenesis in the Sea-urchin, *Arbacia*. (*Science*, N. S., t. XIX).

KING (H. D.) '06 : The Effects of Compression on the Maturation and Early Development of the Eggs of *Asterias forbesii*. (*Biolog. Centralb.*, t. IX).

KLEBS '89 : Zur Physiologie der Fortpflanzung. (*Biolog. Centralb.*, t. IX).

— '96 : Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. (Fischer, Iena).

KNAFFL-LENZ (E. VON) '08 : Ueber die Beziehungen zwischen Lipoïdverflüssigung und Zytolyse. (*Pfl. Arch.*, t. CXXIII).

KOSTANECKI (K.) '02 : Ueber künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furchung bei *Mactra*. (*Bull. Acad. Sci. Cracovie*, classe sci. math. et nat., 1902).

— '04₁ : Ueber die Veränderungen im Inneren des unter dem Einflusse von KCl-Gemischen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Mactra*. (*D°*, 1904).

— '04₂ : Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Mactra*. (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. LXIV).

— '06 : Ueber die Herkunft der Teilungscentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei. (*D°*, t. LXVIII).

— '08 : Morphologie der künstlich parthenogenetischen Entwickelung bei *Mactra*. (*D°*, t. LXXII).

KRASSUSKAJA et LANDAU '03 : Ueber eine an befruchteten und sich furchenden Seeigeleiern um den Dotter zu beobachtende gallertige Schicht. (*Biolog. Centralb.*, t. XXIII).

KULAGIN '98 : Ueber die Frage der geschlechtlichen Vermehrung bei den Thieren. (*Zoolog. Anz.*, t. XXI).

KUPELWIESER (H.) '06 : Versuche über Entwickelungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. (*Biolog. Centralb.*, t. XXVI).

— '09 : Entwickelungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXVII).

LÉCAILLON '08₁ : Sur les modifications qui peuvent se produire dans la structure de l'œuf non fécondé des Oiseaux. (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LXIV).

LÉCAILLON '08$_2$: Sur les changements qui se produisent, après la ponte, dans l'aspect extérieur de la cicatricule de l'œuf non fécondé de la Poule. (*D°*, d°).

— '09$_1$: Sur la segmentation parthénogénésique de l'œuf des Oiseaux. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLVIII).

— '09$_2$: Sur la segmentation de l'œuf non fécondé du Paon (*Pavo cristatus* L.). (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LXVI).

— '09$_3$: Sur la présence de sphères attractives et des centrosomes dans les cellules issues de la segmentation parthénogénésique de l'œuf de la Poule et sur les caractères de ces formations. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLIX).

LEFÈVRE (G.) '05 : Artificial Parthenogenesis in *Thalassema mellita*. (*Science*, N. S., t. XXI).

— '06 : Further observations on Artificial Parthenogenesis. (*D°*, t. XXIII).

— '07 : Artificial Parthenogenesis in *Thalassema mellita*. (*J. of exp. Zoölogy*, t. IV.)

LILLIE (F. R.) '02 : Differentiation without Cleavage in the Egg of the Annelid *Chaetopterus pergamentaceus*. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XIV).

— '06 : Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. (*J. of exp. Zool.*, t. III).

LILLIE (R. S.) '05 : The physiology of Cell-division. — I. Experiments on the conditions determining the distribution of chromatic matter in mitosis. (*Amer. J. of Physiol.*, t. XV).

— '08 : Momentary elevation of Temperature as a means of producing artificial parthenogenesis in starfish Eggs and the condition of its action. (*J. of. exp. Zoöl.*, t. V).

LOEB (J.) '92 : Investigations in physiological Morphology. — III. Experiments on Cleavage. (*Journal of Morphology*, t. VII). (Studies in gen. Physiol., t. I, VII). (En allemand, Untersuchungen, I).

— '94 : Ueber die relative Empfindlichkeit von Fischembryonen gegen Sauerstoffmangel und Wasserentziehung in verschiedenen Entwickelungsstadien. (*Pfl. Arch.*, t. LV).

— '95$_1$: Ueber Kernteilung ohne Zellteilung. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. I).

— '95$_2$: Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. (*Pfl. Arch.*, t. LXII). (En ang., Studies, t. I, XV).

— '98 : Ueber den Einfluss von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwickelung und das Wachsthum. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. VII).

— '99 : On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (*Plutei*) from the unfertilized eggs of the Sea-Urchin. (*Amer. J. of Physiolog.*, t. III). (Studies, t. II, XXVI). (En all., U., II.)

— '00$_1$: On Ion-Proteid Compounds and their rôle in the mechanics of life phenomena. — I. The poisonous character of a pure NaCl solution. (*D°*, d°). (Studies, t. II, XXVII). (En all. U., III).

— '00$_2$: On the different effect of ions upon myogenic and neurogenic rythmical contractions and upon embryonic and muscular tissues. (*D°*, d°). (Studies, t. II, XXVIII). (En all. U., IV).

Loeb (J.) '00$_3$: On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the Sea-Urchin (*Arbacia*). (*D°*, d°). (Studies, t. II, XXIX). (En all. U., V).

— '00$_4$: On artificial parthenogenesis in sea-urchins. (*Science*, t. XI). (Studies, t. II, XXX). (En all. U., VI).

— '00$_5$: Further experiments on artificial Parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. (*Amer. J. of Physiol.*, t. IV). (Studies, t. II, XXXII). (En all. U., VII).

— '01$_1$: Experiments on Artificial Parthenogenesis in Annelids (*Chaecopterus*) and the nature of the process of fertilization. (*D°*, d°). (Studies, t. II, XXXIII). (En all. U., VIII).

— Fischer et Neilson '01$_2$: Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. (*Pfl. Arch.*, t. LXXXVII). (U., XI).

— '02$_1$: The toxic and the antitoxic Effets of Ions as a Function of their Valency and possibly of their electrical Charge. (*Amer. J. of. Physiol.*, t. VI). (Studies, t. II, XXXV).

— et Lewis '02$_2$: On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of Sea-Urchins by Potassium Cyanide. (*D°*, d°).

— et Gies '02$_3$: Weitere Untersuchungen über die entgiftenden Ionenwirkungen und die Rolle der Wertigkeit der Kationen bei diesen Vorgängen. (*Pfl. Arch.*, t. XCI).

— '02$_4$: Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (*Asterias forbesii*) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. (*Pfl. Arch.*, t. XCIII). (U., IX). (En angl., *Biolog. Bull.*, t. III, et Studies, t. II, XXXVI).

— '02$_5$: Ueber Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XIII). (U., X). (En ang. Studies, t. II, XXXVIII).

— '02$_6$: Ueber die Einwände des Herrn Ariola gegen meine Versuche über künstliche Parthenogenese. (*D°*, t. XIV).

— '03$_1$: Ueber die relative Giftigkeit von destilliertem Wasser, Zuckerlösungen und Lösungen von einzelnen Bestandteilen das Seewassers für Seetiere. (*Pfl. Arch.*, t. XCXVII).

— '03$_2$: Ueber die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen (*Pfl. Arch.*, t. XCXIX). (U. XX).

— '03$_3$: Ueber die Reaction des Seewassers und die Rolle der Hydroxylionen bei der Befruchtung der Seeigeleier. (*D°*, d°). (U., XXI).

— '03$_4$: Artificial Parthenogenesis in Molluscs. (*Univ. of. Calif. Public.*, *Physiology*, t. I). (En all., U., XII).

— '04$_1$: Ueber Befruchtung, künstliche Parthenogenese und Cytolyse des Seeigeleis. (*Pfl. Arch.*, t. CIII). (U., XIII).

— '04$_2$: Ueber die Natur der Lösungen, in welchen sich die Seeigeleier entwickeln vermögen. (*D°*, d°). (U., XIV).

— '04$_3$: Weitere Versuche über hetorogene Hybridisation bei Echinodermen. (*D°*, t. CIV). (U., XXII).

— '04$_4$: Weitere Bemerkungen zur Theorie der antagonistischen Salzwirkungen. (*D°*, t. CVII).

LOEB (J.) '04$_5$: Studies in general Physiology. (2 vol., Chicago).

— '05$_1$: On an Improved method of Artificial Parthenogenesis. (*Univ. of Calif. Public., Physiol.*, t. II, nos 9, 11 et 14). (En all., U., XV, XVI et XVII).

— '05$_2$: Artificial Membrane Formation and Chemical Fertilization in a Starfish. (*Asterina*). (*D*°, d°, n° 16). (En all. U., XVIII).

— '05$_3$: On chemical methods by which the eggs of a mollusc (*Lottia gigantea*) can be caused to become mature. (*D*°, t. III). (En all., U., XIX).

— '06$_1$: Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. (Barth, Leipzig ; édn anglaise. Macmillan, New-York ; trad. française avec quelques additions en 1907, Alcan, Paris).

— '06$_2$: The toxicity of atmospheric oxygen for the eggs of the sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*) after the process of membrane formation. (*Univ. of Calif. Public., Physiol.*, t. III). (En all., U., XXIII).

— '06$_3$: On the necessity of the presence of free oxygen in the hypertonic sea-water for the production of artificial parthenogenesis. (*D*°, d°). (En all., U, XXIV).

— '06$_4$: On the counteraction of the toxic effet of hypertonic solutions upon the fertilized and unfertilized eggs of the sea-urchin by the lack of oxygen. (*D*°, d°). (En all., U., XXV).

— '06$_5$: Ueber die Hemmung der toxischen Wirkung hypertonischer Lösungen auf das Seeigelei durck Sauerstoffmangel und Cyankalium. (*Pfl. Arch.*, t. CXIII).

— '06$_6$: Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen das Befruchtungsvorgangs. (Barth, Leipzig).

— '06$_7$: Versuche über den chemischen Charakter des Befruchtungvorgangs. (*Biochem. Zeitschr.*, t. I).

— 06$_8$: Weitere Beobachtungen über den Einfluss der Befruchtung und der Zahl der Zellkerne auf die Säurebildung im Ei. (*D*°, t. II).

— '06$_9$: Ueber die Ursachen der Giftigkeit einer reinen Chlornatriumlösung und ihrer Entgiftung durch K und Ca. (*D*°, d°).

— '07$_1$: Weitere Versuche über die Notwendigkeit von freiem Sauerstoff für die entwicklungserregende Wirkung hypertonischer Lösungen. (*Pfl. Arch.*, t. CXVIII).

— '07$_2$: Ueber die Hervorrufung der Membranbildung beim Seeigelei durch das Blut gewisser Würmer (Sipunculiden). (*D*°, d°).

— '07$_3$: Zur Analyse der osmotischen Entwicklungserregung unbefruchteter Seeigeleier. (*D*°, d°).

— '07$_4$: Ueber die allgemeinen Methoden der künstlichen Parthenogenese. (*D*°, d°).

— '07$_5$: Ueber die Superposition von künstlicher Parthenogenese und Samenbefruchtung in demselben Ei. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXIII).

— '07$_6$: Ueber die anticytolytische Wirkung von Salzen mit zweiwertigen Metallen. (*Biochem. Zeitschr.*, t. V).

— '07$_7$: Sur la Parthénogénèse artificielle. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLV).

Loeb (J.) '07_8: The chemical character of the process of fertilization and its bearing upon the theory of life phenomena. (*Univ. of Calif. Public., Physiol.*, t. III). — Le même, avec quelques additions :

— '08_1 : Ueber den chemischen Character der Befruchtungsvorgangs und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. (*Vorträge u. Aufsätze über Entw. mech.*, H. 2, Engelmann, Leipzig).

— '08_2 : A new proof of the permeability of cells for salts or ions. (*Un. of Calif. Pub., Physiol.*, t. III).

— '08_3 : Qu'est-ce qu'une solution de saccharose isotonique pour les œufs de *Strongylocentrotus*? (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXLVI).

— '08_4 : Ueber die Hervorrufung der Membranbildung und Entwicklung beim Seeigelei durch das Blutserum von Kaninchen und durch cytolytische Stoffe. (*Pfl. Arch.*, t. CXXII).

— '08_5 : Ueber die Entwicklungserregung unbefruchteter Annelideneier (Polynoë) mittelst Saponin und Solanin. (*D°*, d°).

— '08_6 : Weitere Versuche über die Entwicklungserregung des Seeigeleies durch das Blutserum von Säugethieren. (*D°*, t. CXXIV).

— '08_7 : Ueber den Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Thiere und über die Ursache des natürlichen Todes. (*D°*, d°).

— '08_8 : Ueber die osmotischen Eigenschaften und die Entstehung der Befruchtungsmembran beim Seeigelei. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXVI).

— '08_9 : Ueber den Unterschied zwischen isosmotischen und isotonischen Lösungen bei der künstlichen Parthenogenese. (*Biochem. Zeitschr.*, t. XI).

— '08_{10} : Ueber die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermei (*Strongylocentrotus franciscanus*) und Molluskensamen (*Chlorostoma funebrale*). (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXVI).

— '09_1 : Ueber die chemischen Bedingungen für dei Entstehung eineiiger Zwillinge beim Seeigel. (*D°*, t. XXVII).

— '09_2 : [Un mémoire sur l'action des différents acides] (*Biochem. Zeitschr.*, t. XV). [Reproduit en substance, ainsi que la plupart des précédents articles, dans le livre suivant :]

— '09_3 : Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. (Springer, Berlin, 1909).

Lopriore (G.) '95 : Ueber die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. XXVIII).

Lyon (E. P.) '02 : Effects of Potassium Cyanide and of lack of oxygen upon the fertilized Eggs and the Embryos of the sea-urchin. (*Amer. J. of. Physiol.*, t. VI).

— '03 : Experiments in artificial Parthenogenesis. (*D°*, t. IX).

— '04_1 : Rhytms of CO_2 production during Cleavage. (*Science*, N. S., t. XIX).

— '04_2 : Rhytms of Susceptibility and of Carbon Dioxyde Production in Cleavage. (*Amer. J. of Physiol.*, t. XI).

Mac Clendon (J. F.) '08 : The segmentation of Eggs of *Asterias forbesii* deprived of Chromatin. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXVI).

MATHEWS (A. P.) '00 : Some ways of causing mitotic division in unfertilized Arbacia-eggs. (*Amer. J. of Physiol.*, t. IV).

— '01₁ : Artificial parthenogenesis produced by mechanical agitation. (*D°*, t. VI).

— '01₂ : The so-called cross-fertilization of *Asterias* by *Arbacia*. (*D°*, d°).

— '06₁ : A note on the susceptibility of segmenting *Arbacia* and *Asterias* eggs to cyanids. (*Biol. Bull.*, t. XI).

— '06₂ : A note on the structure of the living protoplasm of Echinoderm eggs. (*D°*, d°).

— '07 : A contribution to the chemistry of Cell division, maturation, and fertilization. (*Amer. J. of Physiol.*, t. XVIII).

MEAD (A. D.) '95 : Some observations on Maturation and Fecondation in *Chaetopterus pergamentaceus*, Cuvier. (*J. of. Morphol.*, t. X).

— '98₁ : The Rate of Cell-division and the function of the Centrosome. (*Biol. Lectures Wood's Hole* 1896-1897, Ginn and C°, Boston).

— '98₂ : The origin and Behavior of the Centrosomes in the Annelid Egg. (*Journ. of Morphol.*, t. XIV).

MELTZER (S. J.) '03 : Some observations on the effects of agitation upon Arbacia eggs. (*Amer. J. of Physiol.*, t. IX).

MORGAN (T. H.) '93 : Experimental Studies on Echinoderm-Eggs. (*Anat. Anz.*, t. IX).

— '95 : The fertilization of non nucleated Fragments of Echinoderm Eggs. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. II).

— '96 : The production of Artificial Astrospheres. (*D°*, t. III).

— '99 : The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of Arbacia, and of others Animals. (*D°*, t. VIII).

— '00₁ : Further Studies on the action of Salt-solutions and of others Agents on the Eggs of Arbacia. (*D°*, t. X).

— '00₂ : The effect of Strychnine on the unfertilized Eggs of the Sea-urchin. (*Science*, t. XI).

— '03 : The relation between Normal and Abnormal Development of the Embryo of the Frog, as determined by the effect of Lithium Chloride in solution. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XVI).

— '07₁ : Experimental Zoölogy. (New-York).

— et STOCKARD '07₂ : The effets of Salts and Sugar solutions on the development of the frog's Egg. (*Biolog. Bull.*, t. XIII).

NORMAN (W. W.) '96 : Segmentation of the nucleus without Segmentation of the Protoplasma. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. III).

NUSSBAUM '99 : Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen. (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. LIII).

OSTWALD (Wo.) '07 : Ueber das Vorkommen von oxydativen Fermenten in den reifen Geschlechtszellen von Amphibien und über die Rolle dieser Vorgänge bei der Entwicklungserregung. (*Biochem. Zietschr.*, t. VI).

— '08 : Ueber die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. (*Vort. u. Aufs. über Entw. mech.*, H. V).

OTTOLENGHI (BIANCA) '03: Esperienze di partenogenesi artificiale. (*Atti Soc. ligust. Sci. nat. geogr. Genova,* t. XIV).

PETER '05: Der Grad der Beschleunigung thierischer Entwickelung durch erhöhte Temperatur. (*Arch. f. Entw. mech.*. t. XX).

PETRUNKEWITSCH '03: Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei: ein Beitrag zur Kenntniss der natürlichen Parthenogenese. (*Zool. Jahrbücher,* t. XVII, Abt. Morphol.).

— '04: Künstliche Parthenogenese. (*Zool. Jahrbücher,* Supp., t. VII).

PFLÜGER '82: Ueber die parthenogenetische Furchung der Eier der Amphibien. (*Pfl. Arch.*, t. XXIX).

PROWAZEK '00: Zell-und Kernstudien. (*Zoolog. Anz.*, t. XXIII).

— '08: Einfluss von Säurelösungen niedrigster Konzentration auf die Zell- und Kerntheilung. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXV).

ROBERTSON (T. B.) '08$_1$: On the normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical significance. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XXV).

— '08$_2$: Further Remarks on the normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical significance. (*D*°, t. XXVI).

RONDEAU-LUZEAU (Mme) '01: Action des solutions isotoniques de chlorures et de sucre sur les œufs de *Rana fusca.* (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LIII).

— '02: Action des chlorures en dissolution sur le développement des œufs des Batraciens. (*Thèse sci. nat. Paris,* Danel, Lille).

ROUX (W.) '88: Beiträge, etc., V. (*Virchow's Archiv,* t. CIV).

— '95: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. (Leipzig, 1895).

SCHÜCKING (A.) '03: Zur Physiologie der Befruchtung, Parthenogenese und Entwicklung. (*Pfl. Arch.,* t. XCVII).

SCOTT (J. W.) '03: Periods of susceptibility in the Differentiation of unfertilized Eggs of Amphitrite. (*Biolog. Bull.*).

— '06: Morphology of the Parthenogenetic Development of Amphitrite. (*J. of exp. Zoöl.,* t. III).

SIEBOLD '56: Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. (Leipzig).

SOLLMANN (T.) '04: Structural changes of ova in anisotonic solutions and saponin. (*Amer. J. of Physiol.,* t. XII).

SOMMER '05: Beobachtungen am überlebeden Ovarialei der Ascidien. (*Anat. Anz.,* t. XXVI).

STEVENS (N. M.) '02: Experimental Studies on Eggs of *Echinus microtuberculatus.* (*Arch. f. Entw. mech.,* t. XV).

STOCKARD '06: The development of *Fundulus heteroclitus* in Solutions of Lithium Chlorid, with Appendix on its Development in Fresh Water. (*J. of. exp. Zoöl.,* t. III).

— '07: The influence of external factors, chemical and physical, on the Development of *Fundulus heteroclitus.* (*D*°, t. IV).

TEICHMANN (E.) '02: Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Betheiligung des Spermakerns. (*Ien. Zeitschr. f. Naturwiss.,* t. XXXVII).

— '03: Ueber die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchen. (*Arch. f. Entw. mech.,* t. XVI).

TENNENT (D. H.) et HOGUE (M. J.) '06 : Studies on the development of the Starfish Eggs. (*J. of. exp. Zoöl.*, t. III).

TICHOMIROFF '86 : Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Physiol. Abt., Supp., 1886).

— '02 : Eigentümlichkeiten der Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese. (*Zool. Anz.*, t. XXV).

TRAUBE (MORITZ) '96 : Gesammelte Abhandlungen. (Berlin, 1896).

TREADWELL (A. L.) '02 : Notes on the nature of « Artificial Parthenogenesis » in the Eggs of *Podarke obscura*. (*Biolog. Bull.*, t. III).

VIGUIER '00₁ : L'hermaphroditisme et la parthénogénèse chez les Echinodermes. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXI).

— '00₂ : La théorie de la fertilisation chimique des œufs de M. LOEB. (*D*°, d°).

— '01₁ : Fécondation chimique ou parthénogénèse ? (*Ann. Sci. nat., Zool.*, 8e s., t. XII).

— '01₂ : Nouvelles observations sur la parthénogénèse des Oursins. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXII).

— '01₃ : Précautions à prendre dans l'étude de la parthénogénèse des Oursins. (*D*°, t. CXXXIII).

— '02₁ : Influence de la température sur le développement parthénogénétique. (*D*°, t. CXXXV).

— '02₂ : Sur la parthénogénèse artificielle. (*D*°, d°).

— '03₁ : Contribution à l'étude des variations naturelles ou artificielles de la Parthénogénèse. (*Ann. Sci. nat., Zool.*, 8e s., t. XVII).

— '03₂ : Action de l'acide carbonique sur les œufs d'Echinodermes. (*C.-R. Acad. Sci.*, t. CXXXVI).

— '04₁ : Hybridations anormales. (*D*°, t. CXXXVIII).

— '04₂ : Développements anormaux indépendants du milieu. (*D*°, d°).

— '05₁ : Y a-t-il des œufs alternativement parthénogénétiques et fécondables ? (*Arch. Zool. exp.*, 4e s., t. III).

— '05₂ : Observation relative à la note de M. BOHN, etc... (*C.-R. Soc. Biol.*, t. LVIII).

— '05₃ : Les « faits biologiques isolés », etc... de M. BOHN. (*D*°, d°).

— '07 : Note rectificative au sujet de la parthénogénèse artificielle. (*D*°, t. LXII).

WASMANN '00 : Parthenogenesis bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. (*Biolog. Centralb.*, t. XX).

WASSILIEFF '02 : Ueber künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. (*Biolog. Centrabl.*, t. XXII).

WEDEKIND '03 : Eine rudimentäre Function. (*Zoolog. Anz.*, t. XXVI).

WILSON (E. B.) '00 : The Cell in Development and Inheritance. (2e éd., Macmillan, New-York, 1900).

— '01₁ : Experimental Studies in Cytology. — I. A cytological Study of Artificial Parthenogenesis in Sea-Urchin Eggs. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. XII).

WILSON (E. B.), '01$_2$: D°. — II. Some phenomena of Fertilization and Cell-division in Etherized Eggs.
III. The effect on Cleavage of Artificial obliteration of the First Cleavage Furrow. (*D°*, t. XIII).

— '05 : Cytasters and Centrosomes in Artificial Parthenogenesis. (*Zoolog. Anz.*, t. XXVIII).

WINKLER (H.) '00 : Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus Sperma. (*Nachr. der k. Gesellsch. der Wiss. zu Göttingen*, t. XVII).

YATSU (N.) '04$_1$: Experiments on the Development of Egg-Fragments in *Cerebratulus*. (*Biolog. Bull.*, t. VI).

— '04$_2$: Aster formation in Enucleated Egg-Fragments of *Cerebratulus*. (*Science*, N. S., t. XX).

— '05 : The formation of Centrosomes in Enucleated Egg-Fragments. (*J. of exp. Zoöl.*, t. II).

ZIEGLER '98$_1$: Experimentelle Studien über die Zelltheilung. — I. Die Zerschnürung der Seeigeleier. II. Furchung ohne Chromosomen. (*Arch. f. Entw. mech.*, t. VI).

— '98$_2$: D°. — III. Die Furchungszellen von *Beroe ovata*. (*D°*, t. VII).

— '03$_1$: D°. — IV. Die Zelltheilung der Furchungszellen bei *Beroe* und *Echinus*. (*D°*, t. XVI).

— '03$_2$: Ueber die Einwirkung des Alkohols auf die Entwickelung der Seeigel. (*Biolog. Centralb.*, t. XXIII).

— '04 : Die ersten Entwickelungsvorgänge des Echinodermeneies, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. (*Denkschr. med.-nat. Ges. Jena*, t. XI, Festschrift Haeckel).

A. DELCOURT.

RECHERCHES SUR LA VARIABILITE DU GENRE « NOTONECTA ».

Contribution à l'étude de la notion d'espèce [1].

Aussi, comme je l'ai dit ailleurs, on peut assurer que cette apparence de stabilité *des choses dans la nature, sera toujours prise, par le vulgaire des hommes, pour la* réalité ; *parce qu'en général on ne juge de tout que relativement à soi.*

Ainsi, parmi les corps vivans, la nature, comme je l'ai déjà dit, ne m'offre d'une manière absolue que des individus qui se succèdent les uns aux autres par la génération, et qui proviennent les uns des autres. Ainsi les espèces *parmi eux ne sont que relatives, et ne le sont que temporairement.....*

*Néanmoins pour faciliter l'étude et la connoissance de tant de corps différens, il est utile de donner le nom d'*espèce *à toute collection d'individus semblables, que la génération perpétue dans le même état tant que les circonstances de leur situation ne changent pas assez pour faire varier leurs habitudes, leur caractère et leur forme.*

(*J.-B. LAMARCK. Discours d'ouverture de l'an XI.*)

Ayant constaté, en 1906, au cours d'observations sur *Notonecta*, que la systématique établie pour ce genre ne permettait pas d'opérer un classement satisfaisant des formes rencontrées dans notre région, je fus amené à rechercher à quoi correspondait cette variabilité : était-elle apparente ou réelle et, dans ce cas, quelles pouvaient en être les causes ?

Cette question nécessitait, afin que le problème fût bien posé, une détermination exacte, relativement à la systématique actuelle, de la variabilité observée. Elle entraînait en même temps toute une série de recherches en différentes directions, le cours même de celles-ci devant montrer auxquelles il convenait de s'attacher principalement.

Je pus constater avec certitude qu'une taxinomie défectueuse était en partie la cause de la confusion existant dans les collections et dans les observations biologiques (*lato sensu*). Mais il restait à rechercher la signification de toute une série de formes de passage,

[1] Avec les planches IV et V.

dont les unes paraissaient plus ou moins fixes, tandis que les autres semblaient être en cours d'évolution. La seule véritable difficulté de cette étude tenait au déchet considérable qui se produisait dans les élevages, d'une génération à l'autre.

Après trois ans passés à ces recherches, et quoique les résultats allassent en s'améliorant, je dus reconnaître que les moyens, dont je disposais, ne me permettaient pas d'obtenir, en vue de la reproduction, des adultes, provenant de parents connus, en nombre suffisant pour en tirer des conclusions valables.

Mon attention ayant été attirée sur un Diptère, *Drosophila,* qui, par le grand nombre de ses générations annuelles et par la facilité de son élevage, paraissait constituer un matériel de choix pour le genre d'études que je poursuivais, je me mis à observer cet autre insecte, espérant y trouver une variabilité analogue à celle que j'avais rencontrée chez le premier.

Les observations que je viens de faire en quelques mois, avec ce nouveau matériel, me font abandonner l'ancien sans regrets. Cependant, avant de le faire complètement, je crois devoir exposer les résultats que j'ai obtenus. On comprendra, d'après ce qui précède, que ceux-ci soient fort modestes, et je n'aurais pas songé à les publier si je n'y avais été engagé par des personnes compétentes, lesquelles ont estimé que des observations ne valaient pas seulement par les conclusions, plus ou moins définitives, qu'il était permis d'en tirer, mais aussi par leur idée directrice, par leur méthode, et par la conscience avec laquelle elles avaient été faites.

Le lecteur voudra bien m'excuser si, après l'avoir entraîné dans des directions très diverses, partant toutes, il est vrai, d'un carrefour commun « l'idée générale d'évolution », je le laisse en suspens avec moi, après nous être avancés plus ou moins loin, suivant les obstacles rencontrés.

En terminant cet exposé préalable, je tiens à remercier tous ceux, dont l'énumération serait trop longue, qui ont bien voulu m'aider, soit indirectement de leurs conseils, soit directement en me facilitant les recherches dans les collections, en me guidant dans mes pêches, ou en m'adressant des Notonectes.

Je veux, malgré son imperfection, faire hommage de ce travail à la mémoire de mon vénéré et regretté maître, Alfred Giard, dont la perte se fait si cruellement sentir à tous ceux qui, de près ou de loin, ont été vivifiés par son enseignement.

INTRODUCTION.

Lorsque l'on étudie, au point de vue de l'évolution, un être organisé quelconque, la première difficulté à laquelle on se heurte est celle de la systématique.

Qu'il soit indispensable de s'entendre lorsque l'on parle de la forme A ou de la forme B, c'est ce que personne ne contestera et la taxinomie n'a pas d'autre origine. Mais, d'une part, cette science, comme beaucoup d'autres, crut autrefois atteindre à la réalité objective et, d'autre part, le langage dont elle se servit (il ne pouvait en être autrement) fut celui de la fixité. Pour cette double cause, la taxinomie, telle qu'elle a été comprise jusqu'ici, est absolument inadéquate à l'expression de ce que nous pouvons constater, dans le temps et dans l'espace, relativement à l'évolution des êtres organisés. En fait, de nos jours encore, la plupart des taxinomistes, qu'ils adhèrent ou non à l'idée générale d'évolution, emploient le langage de la fixité, et les transformistes s'en servent après eux, sans prendre garde que, non seulement il est impuissant à exprimer leurs idées, mais encore qu'il dénature et fausse les déductions les plus légitimes de leurs observations ; n'est-ce pas à cela et peut-être aussi à la prétention de certains de tout expliquer par des mots, pourvu que ces mots aient été forgés par eux, que nous devons attribuer ce que l'on a appelé la « crise du transformisme » ?

Si, prenant la systématique telle qu'elle est, nous voulons pousser, aussi loin qu'il est possible, l'analyse d'une catégorie des êtres organisés, une difficulté se présente, d'ordre secondaire, qui tient à ce que les spécialistes ne s'entendent généralement pas sur la classification et que souvent la même appellation (j'entends détermination du même auteur et non synonymie) est appliquée différemment suivant les époques et suivant les milieux. D'aucuns estimeront qu'il est loisible de faire table rase des classifications défectueuses et de donner aux formes dont on parle de simples numéros, ce qui n'engage à rien. Cependant, comme on ne peut laisser complètement de côté les observations antérieures, même mauvaises, comme il faut surtout tenir compte de celles qui peuvent être faites actuellement par

d'autres, il faut bien en arriver à mettre d'accord tout ou partie de ces numéros avec les dénominations préexistantes ou prouver la non validité de celles-ci.

Dans l'étude que j'avais entreprise des Notonectes, je m'étais limité à l'Europe et ne parlerai que des formes que l'on y rencontre, sauf lorsqu'un aperçu sur les formes exotiques ou sur l'habitat exotique des formes européennes sera susceptible de jeter quelque lumière sur notre sujet.

I.

SYSTÉMATIQUE.

Mon intention n'est pas de faire ici une revision des Notonectes d'Europe, qui trouvera sa place ailleurs, mais de donner, relativement à la systématique, les indications nécessaires à la compréhension de ce mémoire.

Le genre *Notonecta* fut établi par LINNÉ, en 1758, et comprenait trois espèces : *N. glauca, N. striata,* et *N. minutissima.* Ces deux dernières ayant été placées dans d'autres genres, nous n'avons à poursuivre l'historique que de *N. glauca.*

En 1776, MÜLLER distingua deux nouvelles formes : *N. marginata* et *N. lutea.*

En 1794, FABRICIUS distingua : *N. glauca* L., *N. furcata*, *N. maculata*, (plus *N. americana*, *N. nivea,* et *N. minutissima* L.).

En 1803, le même FABRICIUS donna : *N. glauca* L., *N. furcata, N. marmorea, N. maculata*, (plus *N. ciliata, N. americana, N. indica, N. nivea*, *N. pallipes* et *N. minutissima* L.). Il paraît avoir ignoré MÜLLER.

Les auteurs suivants employèrent les mêmes appellations ou des synonymies, dont on trouvera l'exposé assez complet dans la revision que fit KIRKALDY, en 1897 (1). Si nous nous en tenons aux Notonectes européennes, les appellations usitées actuellement sont :

1° *N. glauca* L. ..... Pl. IV, l. 1, n° 3 ; Pl. V, l. 5, c. 1 et 2.
2° *N. marmorea* FABR. ..... Pl. IV, l. 4, n° 2 ; Pl. V, l. 1, c. 2.

(1) Voir aussi : Deutschlands Wasserwanzen von Dr. Theodor HÜEBER, Stuttgart, 1905.

3° *N. furcata* Fabr. (= *marginata* Müll.)... Pl. IV, l. 1, n° 1 ; Pl. V, l. 1, c. 1.
4° *N. maculata* Fabr. (= *umbrina*. Germ.). Pl. IV, l. 1, n° 4 ; Pl. V, l. 20, 21, 24.
5° *N. lutea* Müll..... Pl. IV, l. 6, n° 1 ; Pl. V, l. 25, c. 8.

auxquelles il convient d'ajouter :

6° *N. viridis* n. sp..... Pl. IV, l. 2, n°s 1 à 4, Pl. V, l. 18, c. 1 à 8.

Passons-les successivement en revue.

1° **N. glauca** L. — La description de Linné est assez vague ; elle s'appliquerait à l'une quelconque de nos formes de France, n'était le passage : « elytris griseis, margine fusco punctatis ». Comme Linné, dans son *Systema Naturæ*, renvoie à sa *Fauna Suecica*, nous devons en conclure que les Notonectes qu'il a décrites étaient originaires de Suède. Elles sont conservées, en très bon état, à Londres, à la Linnean Society, où j'ai pu les examiner. Elles sont toutes très voisines de l'individu représenté Pl. IV, ligne 1, n° 3, et comprises entre celles dont les élytres figurent Pl. V, lignes 3 à 5. On peut, à notre époque, en trouver communément au nord d'une ligne passant par Bordeaux, Lyon, les Alpes suisses et la frontière de Bohême.

2° **N. marmorea** Fabr. — Les Notonectes décrites sous ce nom par Fabricius sont à Copenhague, où j'ai pu les examiner, grâce à l'obligeance du Dr Meinert. Elles sont au nombre de deux et ne sont autres que la *maculata* du même. Fabricius a en effet, en 1794, décrit, sous le nom de *maculata*, des individus de la collection Bosc, provenant des environs de Paris, qui sont d'ailleurs au Muséum, à Paris, et, en 1803, décrit de nouveau, sous le nom de *marmorea*, des individus de la même forme, de la collection de Sestestedt, provenant des environs d'Alger. Les caractères tout à fait particuliers de coloration jaune d'une partie des tergites et tout l'ensemble ne permettent pas d'en douter.

Mais, ces caractères, Fabricius ne les avait pas signalés, et les auteurs suivants, ne soupçonnant pas cette erreur, donnèrent de *N. marmorea* Fabr. des diagnoses plus précises s'appliquant, non aux types de Fabricius, mais à des Notonectes, plus ou moins tachées, tenant le milieu entre *N. glauca* et *N. furcata* (Pl. IV, l. 1, n° 2 et l. 4, n°s 1, 2 et 3 ; Pl. V, l. 1, c. 2 et l. 10, c. 1 à 6). Kirkaldy, que j'ai déjà cité, fit même paraître une étude, dans laquelle il s'étend longuement sur ce que doit être *N. marmorea*

Fabr. Il ignorait que le type était à Copenhague, et ses conclusions, toutes hypothétiques, sont absolument fausses. Il y avait été amené par la constatation que, dans les collections, les *N. marmorea* sont souvent confondues avec les *N. maculata*. Cela tient, d'une part, à l'incertitude de la diagnose et, d'autre part, à un défaut d'examen, les *glauca* plus ou moins tachées pouvant être prises pour des *maculata*, quand les insectes sont morts et en mauvais état, que les élytres ne sont pas ouvertes et que l'on néglige de regarder les derniers sternites.

En résumé, *marmorea* Fabr. n'étant autre que *maculata* du même auteur, il y a lieu de la supprimer et, comme nous le verrons plus tard (p. 436), il n'y a pas lieu de la remplacer, les *N. glauca*, plus ou moins tachées, auxquelles on a appliqué cette dénomination, constituant une série ininterrompue, de telle sorte qu'il ne saurait y avoir de raison valable pour donner un nom particulier à l'une quelconque des formes qui la constituent. (Pl. IV, l. 3 et 4 ; Pl. V, l. 1, c. 2 à 8 et l. 9, 10, 14 et 15).

3° **N. furcata** Fabr. (= *N. marginata* Müll). — Les types de Müller ont disparu dans un incendie, à ce que l'on m'a dit à Copenhague. Il est probable cependant que *N. marginata* Müll. n'était autre que celle décrite plus tard par Fabricius sous le nom de *N. furcata*. Kirkaldy, dans sa revision, a donc raison de réserver à cette forme le nom de *N. marginata*, qui a la priorité, mais, comme tous les hémiptéristes, depuis Fabricius, ont employé de préférence celui de *N. furcata*, et que, dans toutes les collections et tous les catalogues que j'ai pu consulter, celui de *N. marginata* est presque inusité, je continuerai en pratique à me servir de l'appellation *N. furcata* Fabr., dont le type est au Muséum à Paris. (Pl. IV, l. 1, c. 1 et Pl. V, l. 1, c. 1).

4° **N. maculata** Fabr. (= *N. umbrina* Germ.). = Comme nous l'avons vu précédemment, le type de *N. maculata* Fabr. est également à Paris, au Muséum. Cette appellation est employée partout, concurremment avec celle de *N. umbrina* Germ. Celle-ci a été usitée sans doute parce que dans la description de Fabricius on lit « scutellum album », ce qui est inexact. Aucune Notonecte palæarctique, ayant les élytres ferrugineuses, n'a le scutellum blanc, et l'exemplaire qui porte l'étiquette de Fabricius a le scutellum noir. Il me paraît indifférent que l'on emploie l'une ou l'autre de ces appellations, pourvu qu'on ne les emploie pas toutes les deux,

comme cela a été fait souvent, à tort et à travers (1). Dans ce mémoire j'emploierai le nom de *N. maculata* FABR., puisque le type existe, que ce nom est usité et qu'il a la priorité.

5° **N. lutea** MÜLLER. — Quant à *N. lutea* MÜLL., il ne peut y avoir d'hésitation (Pl. IV, l. 6, n° 1 et Pl. V, l. 25, c. 8) : non seulement la couleur des élytres mais leur forme et l'ensemble de l'insecte la différencient nettement des autres. KIRKALDY mentionne une variété *scutellaris* J. SHALBERG, dont certaines parties de l'élytre seraient colorées. Il m'a paru, d'après les exemplaires que j'ai pu capturer ou que j'ai vus dans les collections, qu'il y avait tous les passages entre l'albinisme complet et un certain degré de coloration. L'idée, que j'avais eu tout d'abord, que cela pouvait être un passage entre *N. lutea* et *N. glauca* n'a pas résisté à un examen plus approfondi, tous les autres caractères, y compris la forme des élytres, restant les mêmes. Si cette variation est d'un ordre supérieur à celui des variations individuelles, telles qu'on les remarque, par exemple, chez *N. maculata*, elle n'est pas une forme intermédiaire entre *N. glauca* et *N. lutea* ou inversement. Il ne semble pas, d'autre part, qu'elle soit en rapport avec le climat.

6° **N. viridis** *n. sp.* — J'ai précédemment exposé mes idées du moment sur « La nécessité d'une revision des Notonectes de France ». (2) Dans les captures faites à Chaville, près de Paris, j'avais été amené à distinguer une *N. glauca* pâle que j'avais, désireux de ne pas créer légèrement une appellation nouvelle, désignée provisoirement sous le nom de *N. pallida* AMYOT, tout en indiquant cependant que la diagnose de cet auteur ne paraissait pas s'y appliquer exactement.

J'ai retrouvé cette forme pâle un peu partout dans les collections, de provenances diverses, confondue toujours avec

---

(1) PUTON emploie dans son Synopsis le terme de *N. umbrina* GERM. et mentionne que cette forme n'existe pas au nord de la France ni en Angleterre. Or, dans sa propre collection, au Muséum, il se trouve des insectes de cette forme en provenance du pays de Galles, étiquetés, il est vrai, *N. maculata* FABR.. Dans la même boîte de PUTON, d'autres, également de même forme, provenant de Meudon, sont étiquetés comme *N. marmorea*. Cette constatation ne diminue en rien la compétence générale de cet hémiptériste, mais elle montre combien il est de toute impossibilité de se baser, pour l'étude de l'évolution, sur des déterminations et des observations faites de cette façon.

(2) *Feuille des jeunes Naturalistes*, août 1907.

N. glauca. Je l'ai capturée moi-même en divers endroits, notamment à Meudon, près de Paris, à Toulouse et à Wimereux (P.-de-C.); j'en ai élevé de ces trois localités, qui se sont comporté pareillement. Il y a lieu de la distinguer de *N. glauca*, dont elle diffère, non seulement par la coloration générale (Pl. IV, l. 2 et Pl. V, l. 18), par l'armature génitale et par une moyenne de taille inférieure, mais encore parce que, dans notre région, elle n'est apte à la reproduction qu'en mars, tandis que *N. glauca* l'est fin décembre ou janvier, suivant la température; de plus, lorsqu'elles sont toutes deux en état d'activité sexuelle, il n'y a pas, comme nous le verrons au cours de ce mémoire, d'amphimixie entre elles.

La presque totalité des Notonectes de cette forme ayant, comme *N. glauca*, la bordure de taches noires des élytres, la diagnose de *N. pallida* Amyot: *D'un blanc verdâtre pâle, sans les taches noires des hemiélytres*, ne peut lui être appliquée malgré son peu de précision. J'en donnerai ultérieurement une diagnose complète, sous le nom de *N. viridis nov. sp.*, lorsque j'aurai achevé de déterminer ce qui est caractéristique de cette forme, notamment dans l'armature génitale.

Cette diagnose ne sera valable, bien entendu, que pour notre région. Si, d'après les collections, il semble bien que cette forme se rencontre jusqu'en Asie-Mineure, en Afrique du nord ou ailleurs, il reste à constater que c'est bien la même. J'attache, comme cette étude le fera comprendre, une grande importance à cette restriction. Il se présente fréquemment en effet que la diagnose d'un auteur, si elle est suffisante (et elle ne l'est pas toujours) pour distinguer la forme considérée de celles connues à cette époque, devient souvent ultérieurement insuffisante, lorsque de nouvelles formes sont découvertes. Indépendamment des erreurs grossières, telles que celles relatées plus haut, ayant entraîné la confusion de *N. maculata* et de *N. marmorea*, nous constatons, par exemple, que Puton, donne de *N. glauca* L. une description, non pas reproduisant celle de Linné, mais basée sur les individus de provenance française qu'il a sous les yeux et qu'il appelle *N. glauca* L., tandis que Fieber donne de la même *N. glauca* L. une description basée sur les exemplaires autrichiens qu'il possède et qu'il appelle aussi *N. glauca* L.

PUTON écrit :

Elytres jaunâtres, quelques petites taches brunes le long de la marge et une à l'angle interne. Metanotum et dos de l'abdomen noirs. Nervures des ailes inférieures brunes à la base.

FIEBER écrit :

Elytres blanchâtres, marge avec de petites stries brunes le long du bord. Taches noires à l'extrémité du corium, à la suture de la membrane et à l'angle interne. Clavus blanc jaunâtre. Membrane sale avec une tache brune à la base, bordure brunâtre.

Je faisais remarquer en 1907 (*Feuille des jeunes naturalistes*, n° 442, 1er août 1907) que cette description de FIEBER s'appliquait plutôt à *N. glauca* pâle, celle que j'ai appelée *N. viridis* et qui jusqu'ici a été partout confondue avec *N. glauca* L.

En réalité (Pl. V, l. 13 à 17) les Notonectes autrichiennes ne sont pas des *N. viridis*, mais elles diffèrent des *N. glauca* L. et FIEBER n'était pas en droit de les décrire sous ce nom. Il s'est trouvé que les Notonectes françaises, d'après lesquelles PUTON a fait sa description, étaient conformes aux Notonectes suédoises décrites par LINNÉ : le contraire aurait pu avoir lieu et, si les types de LINNÉ n'existaient plus, je n'aurais pas pu savoir si sa description s'appliquait, soit aux formes autrichiennes de FIEBER, soit à d'autres. Les Notonectes décrites par LINNÉ, sous le nom de *N. glauca*, auraient pu d'ailleurs appartenir à plusieurs de ces formes ou à toutes, auxquels cas il eût été nécessaire de convenir à laquelle serait laissée l'appellation de *N. glauca* L.

Je reprendrai plus loin la question de savoir ce qu'il convient de faire des formes autrichiennes et de quelques autres qui sont dans le même cas, mais je tiens à attirer dès maintenant l'attention du lecteur sur la nécessité, que l'on ne peut méconnaître, de se demander toujours, lorsqu'on se trouve en présence d'un être organisé quelconque, et que l'on veut en opérer la classification, si les différences que l'on peut remarquer entre cet être et ceux, précédemment décrits, auxquels on croit pouvoir le rapporter, sont d'ordre actuel ou héréditaire, et si il n'y a pas lieu d'en faire une catégorie dont la signification sera à étudier de plus près. Il est en tout cas certain, si l'on croit pouvoir appliquer à cette forme la diagnose d'un auteur, que l'on n'a pas le droit de substituer à la description de cet auteur sa propre description, sous prétexte de la compléter, si l'on ne peut

s'assurer que les exemplaires considérés sont absolument conformes à celui ou à ceux qui ont servi à l'auteur en question. Encore devrait-on toujours indiquer que la description donnée ne l'est pas d'après le ou les types, mais d'après ce que l'on croit *conforme* et en donner les raisons, avec toutes les indications qui auront pu être recueillies à tous les points de vue sur les exemplaires que l'on décrit.

Observations relatives à la systématique. — Ce rapide exposé de la systématique rendra compréhensible l'exposé des diverses observations que j'ai pu faire sur les Notonectes. Il sera bien entendu que nous n'attribuerons à la taxinomie ancienne, que nous adoptons provisoirement, aucune autre valeur que celle de permettre de classer les exemplaires recueillis, considérés en tant qu'objets de collection. La seule morphologie externe, surtout lorsqu'il s'agit des dernières ramifications, des dernières coupures à faire, celles auxquelles on a appliqué les appellations d'espèces, sous-espèces, variétés, races, etc., est absolument inapte à servir à autre chose.

De ce que les Notonectes décrites par Linné ont été *Notonecta glauca,* certains auteurs ont appelé « variétés de *N. glauca,* » les formes décrites ultérieurement, telles que *maculata, furcata,* etc.. Ou bien le mot « variété » signifie quelque chose et alors il faudrait le définir et l'employer à bon escient (ce qui n'a peut-être jamais été fait et en tout cas pas pour les Notonectes) ou bien il ne signifie pas autre chose qu'une coupure, une catégorie nouvelle de collection, sans rapport nécessaire avec ce qui se passe ou s'est passé dans la nature. Cela est tellement évident que les collectionneurs eux-mêmes en conviennent, lorsque la question leur est bien posée, et que la distinction est nettement établie entre ce qu'est une collection et le parti que l'on peut en tirer pour des recherches phylogéniques ou autres. On m'accusera peut-être de vouloir démontrer l'évidence, mais ce mot de variété est tellement dangereux qu'il est utile d'en finir une bonne fois avec lui. Quoi que l'on fasse, en effet, et chez ceux-là même qui s'en défendent, l'expression « variété d'une espèce donnée » ne peut pas ne pas éveiller dans l'esprit l'idée que la forme appelée « variété » procède, d'une façon ou d'une autre, de celle dénommée « espèce ».

Lorsque l'on dit que *Vanessa prorsa* et *Vanessa levana* sont des « variétés saisonnières » de la même espèce, cela est net et parfaitement compréhensible ; cela veut dire que non seulement morpho-

logiquement, mais en fait, *levana* et *prorsa* ne sont que les états différents d'une même espèce, en rapport avec des conditions déterminées du milieu. Si l'on avance que tel Lépidoptère d'Afrique est une « variété géographique » d'une espèce européenne, cela paraît encore très précis, mais cette assertion, si elle est basée sur la morphologie pure, est déjà très incertaine, et l'on ne serait en droit de l'affirmer que si, ayant transporté la forme européenne en Afrique on l'y avait vu donner la forme africaine, comme MARCHAL a vu *Lecanium corni* donner *Lecanium robiniarum* quand on la transporte sur le Robinia. Mais avancer que *N. maculata* ou *furcata* est une « variété » (sans épithète) de *N. glauca*, uniquement parce que celle-ci a été décrite la première et que les différences morphologiques n'ont pas paru bien grandes, cela me semble un défaut fondamental de méthode, qui ne peut produire que la confusion et l'obscurité là où l'on prétend apporter l'ordre et la clarté.

Il faut évidemment ne laisser sans la décrire aucune forme rencontrée, mais tant que l'observation de la descendance, tant que les recherches biologiques, embryologiques ou autres, ne permettent pas d'établir une dépendance entre ces formes, il faut se contenter de les décrire le plus complètement possible, en indiquant leur origine, et se garder même d'identifier, malgré leur similitude, des formes d'origine différente, si l'on n'est pas tout à fait certain qu'elles sont tout à fait identiques.

Des 6 formes de Notonectes européennes que j'ai citées plus haut, ni la morphologie externe, ni les autres observations faites jusqu'ici, ne permettent d'établir, même approximativement, la parenté réelle. Nous verrons, à la suite de ce travail, si nous pouvons le faire et dans quelle mesure; mais, en attendant, nous les considérerons seulement comme des coupures, des catégories de collection. Il ne s'agira donc pas d'une espèce *Notonecta glauca* avec des variétés, mais d'une catégorie *N. glauca*, établie par LINNÉ, et d'autres catégories *N. x. y. z*..... établies ultérieurement. Tout ce que nous pouvons dire d'après la morphologie externe, c'est que ces formes se ressemblent entre elles plus qu'elles ne ressemblent aux formes voisines, ce qui justifie l'appellation générique *Notonecta*. Encore ne faut-il pas oublier que cette coupure elle-même n'existe pas dans la nature; certaines formes exotiques par exemple appartiennent, morphologiquement du moins, autant à *Enitares* qu'à *Notonecta*.

Des considérations du même ordre s'appliqueraient à la coupure supérieure, la famille : si, ne se limitant pas à une région, on examine les Hydrocorises du monde entier, depuis les Belostomes, plats et trapus, jusqu'au Ranâtres, étroites et effilées, en passant par les Nèpes, de celles-ci à *Naucoris*, à *Corixa*, à *Sigara*, à *Ploa*, à *Anisops*, à *Enitares*, à *Notonecta*, on constate l'existence de toute une série de formes *morphologiquement* intermédiaires. Dans ce cas, comme dans les autres, quels que soient les caractères choisis comme base de la classification, il y a presque toujours des formes à cheval sur deux et même plusieurs coupures. Ce défaut de la systématique est inévitable et si une classification basée non seulement sur la morphologie externe, mais encore sur tous les autres caractères, biologiques, physiologiques, anatomiques, cytologiques, etc. pourrait être plus voisine de la réalité phylogénique, elle ne l'atteindra jamais complètement, même avec l'étude, toujours insuffisante, des formes disparues. La phylogénie ne peut prétendre à être une science « exacte » relativement aux formes passées ; elle pourra l'être au moins pour certaines formes présentes et à venir : c'est ce que j'espère prouver au cours de ce travail.

Cette conclusion étant d'ailleurs la seule conclusion d'ordre général qu'il me soit permis de tirer de mes observations, j'ai adopté, pour les exposer, le plan naturel qui les groupe dans cet ordre d'idées. La répartition géographique des diverses formes, leur éthologie, les différences biologiques, physiologiques, anatomiques et morphologiques que j'ai pu constater, leurs variations, ne seront donc pas présentées séparément. Nous nous mettrons, ce qui est le cas, dans la situation d'un observateur qui commence ses observations dans la région de Paris et je m'étendrai davantage sur l'éthologie des diverses formes dans cette région, de telle façon que nous pourrons intituler ce chapitre : *Ethologie générale*. Puis, nous étendrons nos observations en nous écartant de plus en plus de Paris dans toutes les directions ; nous appellerons ce chapitre : *Ethologie et Morphologie comparées dans les divers habitats*. Nous résumerons alors la répartition géographique des diverses formes rencontrées et nous efforcerons de la comprendre à la lumière des observations précédentes. Il nous sera permis ensuite d'essayer de préciser nos idées sur la valeur comparée des formes reconnues, sur le passé et sur l'avenir de leur évolution.

Enfin, de ce cas particulier des Notonectes, éclairés par les travaux analogues faits dans le même ordre d'idées, depuis quelques années, nous pourrons passer à une conception générale de l'espèce et surtout des moyens propres à en aborder efficacement l'étude, qui se confond avec celle de l'évolution.

II

ETHOLOGIE GÉNÉRALE [1]

Lorsque j'ai commencé à recueillir des Notonectes dans les environs de Paris et que j'ai cherché des indications sur leur éthologie, je n'ai trouvé que peu de documents ; encore étaient-ils plus ou moins contradictoires. Par exemple le printemps, l'automne, l'année entière étaient donnés respectivement par les divers auteurs comme époque de la reproduction. Il ne me fut pas difficile de me rendre compte que si cela était dû, dans certains cas, à ce que les observations avaient été trop superficielles, la véritable cause de cette incohérence tenait à ce que chaque auteur avait parlé des Notonectes, comme s'il n'y avait eu qu'une seule forme et comme si celle-ci avait réagi de la même façon, du sud au nord, aux diverses conditions du milieu. En réalité, il y a un certain nombre de formes, ayant leur éthologie propre, et la même forme se comporte différemment, suivant les habitats.

La moyenne des captures faites à Chaville, près de Paris, dans l'étang de l'Ecrevisse, n'a guère varié depuis trois ans, *sauf que la forme N. viridis a complètement disparu*. L'une des pêches, en date du 18 février 1907, figure en partie à la Pl. V, l. 1 à 7 et l. 18. La ligne 1 comprend *tous* les exemplaires les plus tachés et la

---

[1] On pourrait se demander pourquoi, passant en revue les Notonectes dont j'ai pu opérer la capture et celles que j'ai trouvées dans les collections, je laisse les catalogues complètement sous silence. Ce qui précède permet déjà de se rendre compte qu'il est impossible de faire fond sur aucun d'eux. Tout au plus ont-ils l'utilité de signaler, quand les exemplaires ont été conservés, leur présence dans telle ou telle collection, où l'on peut les rechercher.

Il convient en effet de ne pas oublier que les catalogues sont généralement établis par des personnes qui, si elles connaissent un grand nombre de formes, ne connaissent bien que quelques-unes d'entre elles. Il ne peut en être autrement et le seul tort de leurs auteurs est d'avoir voulu préciser, alors qu'ils n'avaient pas les éléments pour le faire.

ligne 7 *tous* les exemplaires les plus clairs, mais 25 exemplaires seraient à intercaler dans les lignes 2 à 6 et 3 dans la ligne 18, le total étant :

1 *furcata*,
1 *marmorea*,
14 passages entre *marmorea* et *glauca*,
65 *glauca*, plus ou moins tachés à la marge,
11 *glauca* pâle ou *viridis*.

Les Notonectes de la ligne 18 étaient confondues dans l'ensemble et rien, à ce moment, ne me permettait de les distinguer. L'élytre l. 18, c. 1 paraît bien, en effet, plus voisine de l'élytre l. 7, c. 5 ou de l'élytre l. 7, c. 7 que de l'élytre l. 18, c. 8. Les trois premières ont peu ou pas de taches à la marge (voir schéma ci-dessous) tandis que la quatrième est franchement tachée à cette place, etc., etc...

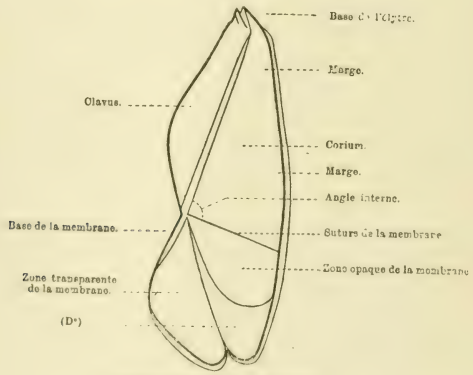


Schéma d'une élytre de Notonecte.

Le tableau de la Pl. V a été fait en suivant autant que possible l'ordre décroissant des taches, du clavus, du corium et de la marge.

Il est évident que l'on pourrait faire le classement de toute autre façon, soit d'après les taches de la marge seule, soit d'après celle de l'angle interne, ou autrement ; il y aurait toujours toute une série de passages entre les extrêmes. La coloration flave générale du

clavus, du corium et de la zone opaque de la membrane est aussi variable chez les exemplaires des lignes 1 à 7. Les uns, par ex. l. 4, c. 8 et l. 7 c. 6 et 8, ont une coloration chaude, se rapprochant de celle des exemplaires de Banyuls, l. 12. Les autres, par ex. l. 5, c. 4 et 5 et l. 2, c. 3 et 4, ont une coloration plus froide, voisine du clavus et du corium des élytres de la ligne 18 et se rapprochant de celle des exemplaires autrichiens, l. 13, c. 1 à 5. Nous reviendrons sur ces caractères et ce qu'il convient d'en penser [1].

Lorsque, en 1907, je m'étais trouvé en présence de la pêche dont il vient d'être question, j'avais employé, pour la déterminer, les diagnoses de Puton, notre plus récent hémiptériste, et avais été amené à les classer comme suit :

l. 1, c. 1 = *N. furcata.*
l. 1, c. 2 = *N. marmorea.*
l. 1 (le reste) à l. 7 et l. 18 = *N. glauca.*

Des exemplaires plus ou moins tachés, Puton ne faisait pas mention. L'examen des collections me montra qu'en général, ou bien on les ignorait, ou bien on les répartissait, les uns comme *marmorea*, les autres comme *glauca*. On pouvait supposer que ces exemplaires étaient le produit de croisements entre *marmorea* et *glauca*, mais le petit nombre de *marmorea* que je trouvais dans cette station m'embarrassait. Il est vrai que *furcata* ne s'y rencontrait pas en plus grand nombre, mais, dans d'autres localités de la région, il y avait prédominance de *furcata*, tandis que, nulle part, le pourcentage de *marmorea* ne dépassait celui de l'étang de l'Ecrevisse. Je réservai mon opinion et mis les diverses formes en élevage, afin de suivre leur descendance.

L'étang de l'Ecrevisse, où ces captures furent faites, et continuées depuis trois ans, est situé à Chaville, en bordure de la forêt de Meudon. Il n'a pas été curé une seule fois depuis que j'y pêche. La superficie en est d'un hectare environ. Il est artificiel, un barrage maintenant les eaux du côté nord, opposé à la forêt, et, de ce côté, la profondeur peut atteindre 1m,50 à 2 mètres, suivant le régime des

---

[1] Remarquons en passant que, dans l'ensemble, les élytres des mâles sont plus petites que celles des femelles, (c. 8, l. 3 = ♂, l. 4 = ♀), mais il faut ajouter que les élytres des plus grands mâles sont de même taille que celles des plus petites femelles. Les *N. furcata* de notre région sont, sans exception, plus grandes que les autres (l. 1, c. 1 = *furcata* ♂ ; l. 1, c. 2 = *marmorea* ♀ ; l. 22, c. 1 et l. 25, c. 5 = *furcata* ♀).

pluies. C'est toujours de ce côté et sur les côtés contigus que les Notonectes ont été rencontrées [1].

Le côté sud est moins profond, il est dominé par la forêt qui recouvre les bords de la demi-cuvette formée par l'étang. Mes recherches ultérieures m'ont montré que la répartition des Notonectes y était commandée par celle des plantes aquatiques où ces insectes peuvent déposer leurs œufs. La seule condition paraît être que ces plantes soient assez molles pour que la tarière de la femelle puisse y pénétrer et d'autre part qu'elles ne constituent pas un réseau trop serré qui s'opposerait aux évolutions des Notonectes.

Les pêches que j'ai faites pendant trois ans dans cet étang m'ont donné, comme pourcentage des diverses formes, des résultats sensiblement approchants, mais, depuis l'hiver 1907-08, je n'ai plus rencontré du tout la forme de la ligne 18, que j'ai appelée *viridis*. Nous verrons plus loin quel en est le motif très probable, mais, avant de poursuivre l'examen de ce que j'ai trouvé à Chaville, quelques indications générales ne seront pas inutiles.

C'est à la fin de l'été et en automne que les Notonectes sont capturées le plus abondamment. A cette époque, en effet, sont arrivées à l'état adulte toutes les larves de l'année et, comme les adultes de la génération précédente ont tous disparu avant le mois de juin, il ne peut plus y avoir que du déchet et pas d'apport nouveau.

Dans un étang donné, la quantité de Notonectes, qui s'y trouvent, peut varier par suite des départs et des arrivées, ces insectes volant fréquemment, lorsqu'il fait chaud. L'étang de Chaville est trop grand pour une telle observation, mais on verra plus loin celles que j'ai pu faire à Berck, sur ce sujet.

Pendant l'hiver, il est assez difficile de capturer les Notonectes. Ce n'est pas que le nombre en soit moindre car, aucun apport n'ayant lieu d'octobre à mai, il est forcément au moins aussi grand qu'il le sera au printemps; mais les insectes sont engourdis et se tiennent surtout dans les parties profondes. Lorsque l'on s'en donne la peine, les pêches sont aussi fructueuses en janvier qu'en mai.

Les élevages, que j'ai faits en glacière, m'ont montré que les Notonectes de l'une quelconque des formes de notre région

---

[1] Les captures ont été opérées avec des troubleaux à manche très long, dont la poche était constituée par un filet fin ; des bas de pêche permettaient de s'avancer assez loin dans les parties les moins profondes de l'étang et de les explorer à fond.

supportaient, pendant des mois, une température voisine de zéro, sans en paraître incommodées. La vie est seulement très ralentie [1]. La maturité des premiers ovules, dans notre région, débute généralement en janvier, chez *furcata* et chez *glauca*, dont les accouplements et la ponte commencent à cette époque, à la première hausse de la température. Si le froid survient de nouveau, les ovules cessent de se développer et certains même paraissent dégénérer. Une vingtaine de dissections d'ovaires que j'ai faites chez des femelles, provenant de Chaville, en décembre 1907 et janvier 1908, me l'ont montré nettement.

Furcata, *marmorea* et *glauca*, et les formes intermédiaires entre *marmorea* et *glauca*, paraissent bien avoir, dans notre région, le même cycle évolutif ; nous verrons un peu plus loin ce qu'il en est des autres.

A l'exception de ceux de *maculata*, les œufs sont insérés aux trois quarts dans les tiges des plantes aquatiques, que la femelle incise avec sa tarière.

Celle-ci est constituée par les deux lèvres de la vulve, dont chacune, en forme de couperet et garnie de pointes rigides, constitue une véritable scie.

Il semble bien que la disposition en est différente suivant les formes et peut être spéciale à chacune d'elle, mais les variations individuelles font qu'il est très difficile de s'en assurer. L'armature chitineuse du pénis des mâles, également différente chez les diverses formes, est d'une morphologie plus nette ; nous reviendrons sur ce sujet à propos des questions d'amphimixie et d'amixie entre les différentes formes de Notonectes, existant ou non dans la même région.

Autant que j'ai pu l'observer, à Chaville, dans plusieurs autres stations et, surtout, au cours des élevages, les Notonectes ne pondent pas leurs œufs dans des plantes déterminées, mais dans toutes celles qui sont assez molles pour que leur tarière puisse y pénétrer. Elles tentaient, sans y parvenir, d'insérer leur œufs dans des allumettes et les inséraient constamment dans la moelle de sureau, qui était mise à leur disposition.

---

[1] A titre d'exemples des œufs de *maculata*, pondus en octobre et maintenus à une température de 0 à 8°, ont éclos en septembre, soit après 11 mois, tandis qu'ils mettent 20 jours à éclore à 18°. Des ♀ adultes qui pondaient 3 œufs et suçaient deux larves de *chironomus* par jour n'ont plus pondu qu'un œuf et sucé qu'une ou deux larves en 15 jours à 8°. Un ♂ et une ♀ vierges mis ensemble à 8° s'accouplent quand la température atteint 12°, etc.

Vers 16° à 18°, les œufs éclosent en une vingtaine de jours. Une première mue se produit à la sortie de l'œuf, elle est suivie de cinq autres mues, dont la dernière est la métamorphose finale de la nymphe en imago. Les larves, après la première mue, ressemblent beaucoup à l'adulte, mais elles restent transparentes, l'ébauche des ailes ne se montre, d'une façon apparente, qu'entre la cinquième et la dernière mue. Malgré les différences considérables entre les époques auxquelles apparaissent les premières pontes des différentes formes, la grande lenteur relative du développement pendant la saison froide fait que l'apparition des adultes, dans notre région, ne s'étend que de juin à août, aux conditions moyennes de l'étang de l'Ecrevisse. Si, dans la même région, l'apparition des adultes varie peu suivant les formes, par contre, elle varie beaucoup suivant la température et, entre deux mares, situées à quelques kilomètres l'une de l'autre, mais dont l'altitude diffère de 30 à 40 mètres, par exemple Ablon, près de la Seine, et la forêt de Sénart, il y a une notable différence à cet égard.

Une des remarques les plus intéressantes, que j'ai pu faire à Chaville est que pas une fois, en trois ans, dans aucun des trois étangs qui s'y trouvent, sur plusieurs milliers de Notonectes capturées, je n'ai trouvé la forme *N. maculata* (Pl. IV, l. 1, n° 4; Pl. V, l. 20, 21 et 24), qui se trouve cependant en abondance dans des localités voisines.

Les 3 étangs de Chaville, c'est-à-dire l'étang de l'Ecrevisse, l'étang de Brisemiche et l'étang d'Ursine, sont situés à moins d'un kilomètre l'un de de l'autre. Les deux derniers sont infiniment moins riches en Notonectes. Cela tient très probablement à ce qu'ils sont souvent curés, que les plantes aquatiques y sont, par suite, peu abondantes et que les œufs qui peuvent y être déposés sont perdus au moment du curage, lequel a lieu au printemps.

L'étang d'Ursine présente une disposition analogue à celle de l'Ecrevisse, quoique moins ombragée, mais ici c'est dans la partie la moins profonde, opposée au barrage, du côté de la forêt, que se localisent les Notonectes; c'est la seule où il y ait des plantes aquatiques répondant aux conditions énumérées plus haut. L'étang de Brisemiche est à découvert au milieu du vallon, près de la voie ferrée, à 7 ou 800 mètres du précédent. Il est assez fréquenté par les pêcheurs à la ligne et, dit-on, relativement plus poissonneux que les deux autres. Il y a un peu de plantes aquatiques sur tout son

pourtour, et, quand on y trouve des Notonectes, c'est en un point quelconque de ce pourtour. Je n'en ai jamais trouvé plus de deux ou trois, au printemps et en automne.

Comme les Notonectes volent à certaines époques de l'année, surtout lorsqu'il fait chaud, et qu'elles se rencontrent jusque dans les villes, en vols abondants, autour des lampadaires, on peut être étonné de ne pas les trouver, en quantité presque égale, dans des étangs aussi voisins l'un de l'autre que le sont ceux dont il est question.

Peut-être pourrons-nous comprendre la raison de ce fait si nous nous reportons aux observations qu'il m'a été donné de faire dans une autre région, entre la Canche et la Somme. Il existe là de nombreux ruisseaux de drainage, à cours très lent, qui abondent en Notonectes. Certaines portions de ces ruisseaux, notamment entre Verton et Grofliers, dans des pâturages, sont isolées en temps de sécheresse : j'y faisais le matin d'abondantes captures des mêmes formes qu'à Chaville et n'y trouvais plus rien en rentrant le soir. La profondeur étant de 30 à 40 centimètres et la largeur de 50 à 60, sur 6 à 7 mètres de longueur, je pouvais être assuré d'avoir fait une exploration complète. A diverses reprises je fis la même constatation, dans les mêmes conditions ou dans des conditions analogues, sauf que je restais parfois quelques jours avant de retourner à la station en observation.

Je reviendrai, lorsque je relaterai les expériences faites au laboratoire, sur le déterminisme du vol des Notonectes ; disons dès maintenant qu'il semble bien que, si la chaleur est nécessaire, elle n'est pas suffisante. J'ai observé en juin, rarement il est vrai, des vols d'adultes qui étaient, comme nous l'avons vu, à la fin de leur carrière. J'ai constaté plus souvent, directement ou indirectement, en août et septembre, des vols de jeunes adultes. Cela ne se produisait que lorsque la chaleur était forte, généralement lorsque le temps était orageux ; mais cela ne se produisait pas toujours dans ces conditions, alors même qu'elles paraissaient être réalisées au plus haut degré. Ajoutons que, si le phénomène était très net dans les mares petites et peu profondes, il l'était moins dans les autres et à peine sensible dans les cours d'eau, où le courant, joint à une certaine profondeur, entretenait une fraîcheur relative.

Quoiqu'il en soit, il semble bien que dans une région riche en cours d'eau et en mares, comme celle dont il s'agit, les Notonectes

qui s'envolent vers le soir ne reviennent pas là d'où elles sont parties. Il est plus rationnel d'admettre qu'elles retombent la nuit, vers le matin, dans les mares ou cours d'eau, au voisinage desquels elles se trouvent, à ce moment.

Il paraît vraisemblable que, à Chaville, lorsque les Notonectes s'envolent de l'étang de l'Ecrevisse, elles retombent en partie dans les étangs d'Ursine et de Brisemiche. Mais, d'une part, comme j'ai pu le vérifier, la température de ces deux étangs, surtout celle de l'étang de Brisemiche, est, à cause de leur situation, après de chaudes journées ensoleillées, plus élevée que celle de l'étang de l'Ecrevisse, ce qui fait que les Notonectes s'en envoleront de nouveau plus facilement que de ce dernier, d'autre part, celles qui y restent sont, par suite de l'absence ou de la petite quantité de plantes aquatiques, une proie plus facile pour leurs ennemis naturels.

L'éthologie particulière de *maculata*, que nous trouverons relativement constante dans ses divers habitats, nous aidera à comprendre le fait que certains cours d'eau de la région côtière dont il vient d'être question, par exemple entre l'Écluse, sur l'Authie, et Quend, *vers le sud*, contenant cette forme en abondance, je ne l'ai jamais rencontrée entre l'Ecluse et Etaples, *vers le nord*. L'Authie semble être la limite de *maculata* vers le nord, alors que je l'ai pourtant retrouvée, et dans le sud de l'Angleterre, et en Belgique.

Je ne dois par omettre de signaler que, si j'ai pu faire dans la région qui s'étend d'Abbeville au cap Gris-nez, pendant 3 ans, dans 47 localités différentes, plusieurs centaines de pêches comprenant plus de 3.000 individus, ces captures ont presque toutes été faites de juillet à octobre. Les Notonectes de nos régions ayant toutes disparu à la fin de juin, je me trouvais donc seulement en présence des adultes jeunes qui apparaissent en août et septembre. Mais si les adultes de la génération précédente, qui pondent encore en juin et volent à cette époque, sont venus au delà de l'Ecluse (et pourquoi n'y viendraient-ils pas ?) je ne comprends pas pourquoi je ne trouve plus trace de leur descendance. Les larves de *maculata*, dans les élevages, se sont montré plus résistantes que les autres, dans toutes les conditions, aux plus hautes comme aux plus basses températures ; si je laissais en vrac, sans nourriture, des larves des diverses formes, cas auquel elles s'attaquent les unes les autres, il ne restait finalement que des *maculata*. Je ne comprends pas

non plus pourquoi les jeunes adultes, qui volent en septembre, seraient arrêtés par l'Authie. J'admets que la fraîcheur relative d'un cours d'eau peut arrêter des Notonectes dans leur vol, mais il semble difficile d'admettre que cela constitue une barrière infranchissable.

Le fait que *maculata* n'insère pas ses œufs dans les tiges des plantes aquatiques, mais les colle à la face inférieure d'un support quelconque, celui qu'elle s'accouple et pond dès octobre, ne paraissent pas pouvoir donner une explication plausible. Si la spécialisation d'habitat de *maculata*, que j'ai observée à Ablon, au bois de Boulogne, à Blonay près Vevey (en Suisse), à Banyuls-sur-Mer, et à Rosas (en Espagne), et dont nous parlerons plus loin, paraît bien être sous la dépendance du mode de ponte, il ne semble pas en être de même dans ce cas, où les cours d'eau des deux régions contiguës considérées sont aussi semblables que possible, à tous égards.

Je croirais volontiers, *maculata* n'ayant pas été, jusqu'à ces derniers temps, signalée au nord de Paris (où je l'ai trouvée, comme on vient de le voir), ni en Belgique (où elle a été capturée pour la première fois en 1898), ni dans la province rhénane (où je l'ai capturée dans le jardin même de l'Université de Bonn à Poppelsdorf, en 1907) que cette forme est actuellement en voie d'extension septentrionale, et je ne désespère pas de la trouver au nord de l'Authie. A l'appui de cette opinion, je citerai le fait que, dans les collections, je n'ai trouvé aucun exemplaire de *maculata* provenant de ces régions, exception faite des exemplaires belges dont je viens de parler, tandis que j'en ai trouvé, en grand nombre, de provenance méridionale. Je reprendrai cette question à propos de l'influence du mode de ponte de *maculata*, sur son éthologie et sa dissémination, lorsque nous l'aurons suivie dans ses divers habitats.

Nous avons vu plus haut que, si *maculata* ne se rencontrait pas à Chaville, elle se trouvait au contraire en abondance, concurremment avec les autres formes, à 4 où 5 kilomètres de là, à Meudon, de l'autre côté de la forêt, dans des mares situées au fond de carrières abandonnées. A Levallois-Perret, au bord de la Seine, le 14 octobre 1904, M. Maurice Royer a capturé, dans une petite pièce d'eau, disparue depuis, 312 *maculata*, 5 *glauca* typiques et 13 plus ou moins tachées. Il est à remarquer que, dans la région de Paris, *maculata* ne se rencontre, à ma connaissance, qu'à proximité de la Seine ; ce

fait également est à retenir relativement à l'influence du mode de ponte sur la dissémination.

A Ablon, près de la Seine, un exemple remarquable de la localisation des Notonectes en général et de certaines formes, en particulier, a été observé de 1906 à 1909. Il s'y trouve, dans un bas fond, cinq mares, de quelques mètres carrés chacune, qui, au moment des pluies, n'en font qu'une. J'y ai pêché treize fois, à toutes les époques de l'année, parfois en cassant la glace.

Dans une de ces mares, où il n'y a que *juncus* ou *carex*, je n'ai jamais trouvé une seule Notonecte.

Je n'ai trouvé *maculata* que dans une seule d'entre elles, concurremment avec les autres ; j'en ai trouvé chaque fois et *toujours vers la partie la plus dégagée et la plus ensoleillée.*

Toutes les formes de Notonectes de la région se rencontrent d'ailleurs dans ces mares d'Ablon. Elles sont situées près de la Seine, à proximité d'étangs considérables produits par l'extraction des sables. Il n'y a pas de plantes aquatiques dans ces étangs, qui ont 2 à 3 mètres de profondeur et où les bélandres viennent charger le sable ; autant que j'ai pu les explorer, je n'y ai pas trouvé de Notonectes.

Je n'ai pas rencontré dans la région de Paris un endroit où il me fût possible de me rendre compte s'il y avait des Notonectes dans la Seine et lesquelles. Mais de ce que j'en ai trouvé sur les bords du Rhin, entre Bonn et Cologne et à son embouchure (celle du vieux Rhin), de ce que j'en ai trouvé aussi dans la Garonne, près de Toulouse, là où, pour une cause ou pour une autre, le courant est, ou considérablement ralenti, ou interrompu, et où il y a des plantes aquatiques, il est à croire que l'on en trouverait également dans la Seine, dans des conditions analogues. C'est un des points que je n'ai pas élucidés, pour les motifs que j'ai donnés au début de ce travail. Au bois de Boulogne, si toutes les formes, y compris *maculata*, se rencontrent dans les étangs, qui sont en bordure de la Seine, je n'ai rencontré que des *glauca*, plus ou moins tachées, dans l'étang du château de Longchamps ; par contre, je n'ai trouvé que *maculata* dans un ruisseau qui va de Bagatelle vers le pont de Suresnes. Ces étangs sont peu profonds et plus ou moins garnis de plantes propices, les captures étaient ou n'étaient pas nombreuses, suivant qu'il y avait ou non de ces plantes ; quant au ruisseau, il présente un certain courant

et peu ou pas de plantes, les captures de *maculata* s'y opéraient le long des pierres qui s'y trouvent.

Retenons ces faits, qui concordent avec ceux que nous constaterons dans les divers habitats de *maculata* et dont nous pourrons établir une explication plausible, lorsque nous aurons comparé l'éthologie des diverses formes, dans les différentes régions où j'ai pu les observer. Nous examinerons aussi plus à fond, à ce moment, le cycle évolutif et le mode de ponte de *maculata*, qui, comme je l'ai seulement indiqué, sont nettement différents de ceux des autres formes.

III

ÉTHOLOGIE ET MORPHOLOGIE COMPARÉES DANS LES DIVERS HABITATS

Nous allons maintenant continuer cette étude en nous écartant progressivement de la région parisienne ; les indications générales d'éthologie qui ont été données à propos de celle-ci nous permettront de comprendre plus rapidement ce que nous allons rencontrer.

A Bondoufle, près de Corbeil, deux ou trois pêches ont été faites, chaque année, dans une mare en pleine campagne, à 4 kilomètres de la Seine. Elle a environ trente mètres carrés et est peu profonde, Il n'y a été trouvé que des *glauca* plus ou moins tachées et le nombre en a diminué sensiblement d'année en année. Il semble qu'elle ait été peu à peu épuisée et qu'il n'y ait pas eu d'apport nouveau.

Dans la forêt de Sénart, il y a de nombreuses mares, dont quelques-unes ont été explorées deux ou trois fois. Il n'y a aussi été capturé que des *glauca* plus ou moins tachées, et des larves, en retard d'un mois sur celles d'Ablon. Ce fait paraît dépendre de la différence d'altitude, qui ne dépasse cependant pas 35 mètres.

Dans le bois des Metz, dans la vallée de Chevreuse, dans la forêt de Bondy, dans celle de Montmorency, ont été faites un certain nombre de pêches, qui n'ont pas été systématiquement poursuivies comme les précédentes. Toutes, sans exception, ont confirmé, ou au moins n'ont pas infirmé, les constatations générales que je viens d'exposer, et je craindrais d'allonger inutilement ce mémoire en les relatant. Quant à donner seulement les chiffres et les pourcentages

des différentes formes, j'estime que ce serait une apparence de précision illusoire, ce qui vient d'être dit des localisations montrant que l'on ne peut prétendre avoir fait une observation de quelque valeur qu'après une exploration méthodique, complète et répétée, d'une station (1).

Côtes de la Manche.

Relativement à la région côtière de la Manche, disons d'abord que, d'après François Picard, la *furcata* est abondante à Cherbourg et que, dans le Calvados, elle domine, au moins dans la région de Villers-Bocage, où la proportion, moyenne de 30 provenances différentes, à raison de 50 à 100 exemplaires par station, est de 100 *furcata* pour 10 *glauca* avec quelques *viridis* et quelques *maculata*. Je dois ces captures, commencées en septembre 1907, à la grande obligeance de M. Martin, vétérinaire à Villers-Bocage, qui voulut bien, en les opérant, prendre et me communiquer sur

---

(1) La tendance, qui s'accentue depuis quelques années, d'étendre les procédés de la biométrie et le calcul des probabilités à de nombreux cas, où ils ne sont pas applicables, paraît à la réflexion extrêmement dangereuse. Fréquemment les « pourcentages » sont établis sur moins de 10, les moyennes sur 4, 3, 2, et même 1 (!), et les polygones de variation sur un nombre absolument insuffisant d'exemplaires. Tout à fait suggestifs à cet égard sont un mémoire de W. Castle, F. M. Carpenter, etc. (*The effects of inbreeding, cross-breeding, and selection upon the fertility and variability of Drosophila*, 1906) et un article très documenté de L. Cuénot : (*Les idées nouvelles sur l'origine des espèces par mutation*, Revue générale des Sciences, 15 novembre 1908). Cuénot donne comme exemple un polygone de fréquence du nombre de bras d'une étoile de mer (*Solaster papposus*) établi sur *270 individus provenant de localités variées*.

Les recherches que je poursuis depuis un an sur *Drosophila*, qui fournit du matériel en abondance, m'ont démontré ce fait, que le raisonnement faisait prévoir, à savoir que des êtres vivants ne peuvent être considérés comme un mélange de billes dans un sac, exemple classique des traités de calcul des probabilités. Je citerai, à cet égard, deux observations qui me paraissent tout à fait caractéristiques :

1° Ayant réparti en trois tubes différents 242 descendants d'un couple de Drosophiles, afin d'essayer divers liquides conservateurs et par conséquent au hasard, j'ai ultérieurement dénombré les mâles et les femelles et trouvé les résultats suivants :

1er tube	37	18	total	55	proportion : 2/1
2e —	42	40	—	82	— — 1/1
3e —	42	63	—	105	— — 2/3
totaux :	121	121	—	242	— — 1/1.

Ces chiffres se passent de commentaires.

2° Des anomalies se produisant dans la nervation des ailes, (nervure supplémentaire en un point déterminé) je fus amené à faire diverses observations et, en particulier, à examiner, un jour, toutes les mouches existant dans le récipient où se reproduisait la lignée dans laquelle avait apparu l'anomalie. J'examinais les Drosophiles une à une, à l'état vivant, les capturant à l'aide d'un tube de verre et d'une soufflerie

chaque station des renseignements précieux. Ses observations paraissent concorder entièrement avec les miennes, mais il ne semble pas qu'il ait constaté des localisations aussi nettes que celles signalées plus haut. Il est à remarquer que la proportion des *glauca* aux *furcata* est inverse de celle de Chaville. Les *furcata* y présentent, plus fréquemment que dans la région de Paris et dans le Nord, une large tache flave dans le prolongement de la bande flave du corium ; cette tache y prend parfois une importance assez grande, tandis que partout ailleurs elle est à peine visible. C'est de Villers-Bocage que proviennent les exemplaires aberrants de la Pl. V, l. 19, c. 1 à 7 ; nous en reparlerons plus loin (p. 445).

Dans la région de Berck, les *furcata* et les *viridis* sont rares : 1 % environ. A Wimereux et dans les environs, j'ai trouvé ces deux formes en abondance, soit avec *glauca*, soit localisées. C'est à

---

aspirante. Je comptais les mouches capturées et en inscrivais le nombre, lorsque je trouvais une anomalie. J'obtins ainsi un certain nombre de lots de normales séparés par des anormales ; en voici le tableau :

Nos DES LOTS:..	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	TOTAUX
Normales:.....	23	1	39	3	29	3	6	2	3	76	9	15	16	19	247
Anormales:....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	13

On voit que la proportion des anormales aux normales étant dans l'ensemble 13 p. 247 ou 5,26 %, le lot n° 10 donne 1 p. 76 soit 1,31 % et les lots 6, 7, 8 et 9 ensemble 4 p. 14 soit 28, 57 %. Remarquons aussi que le n° 3 comprend 12 mâles pour 27 femelles, tandis que le n° 10 comprend 50 mâles pour 26 femelles.

Si, au lieu d'avoir examiné la totalité des Drosophiles existant dans le récipient, je n'en avais vu qu'une partie, le résultat eût été tout à fait différent, suivant que mon examen aurait porté sur l'un ou l'autre des lots.

Je crains fort que si, dans l'exemple cité par M. Cuénot, un autre polygone avait été établi avec 270 autres individus *provenant des mêmes localités variées*, ce polygone eût été tout différent du premier. En tout cas celui-ci ne pourrait avoir de valeur qu'autant que le second lui serait semblable, et un troisième ne nuirait pas.

L'inconvénient majeur d'appliquer les formules du calcul des probabilités à des cas où elles ne peuvent l'être valablement, n'est pas tant d'encombrer la littérature scientifique d'œuvres inutiles et de conclusions, à tout le moins hasardées, que de jeter le discrédit sur une méthode qui, dans les cas où elle est applicable, est parfois la seule efficace. Les résultats obtenus à Swalof, en Suède, et ceux que Blaringhem a obtenus chez nous, sont une preuve éclatante de ce qu'elle peut donner.

Je ne doute pas que ces erreurs manifestes d'auteurs, dont la compétence et la grande valeur scientifique sont hors de question, ne soient dues uniquement à ce que leur attention n'a pas été attirée sur la nécessité de se rendre compte, avant d'appliquer une méthode dont la nouveauté et la faculté de rendement les séduisaient, si elle pouvait l'être valablement dans les cas particuliers considérés.

Audresselles, près de Wimereux, que j'ai trouvé l'unique localisation de *viridis*, qu'il m'ait été donné de rencontrer; partout ailleurs, en France et à l'étranger, je n'ai trouvé cette forme qu'en petite quantité et toujours avec *glauca*. La station d'Audresselles est plutôt froide; c'est une mare peu profonde, située au milieu du pâturage communal, alimentée par un cours d'eau provenant d'un puits artésien, et garnie de diverses espèces de plantes aquatiques de petite taille, tout à fait propres à la reproduction des Notonectes. En septembre 1907, j'y ai capturé *viridis* en grande quantité, à l'exclusion de toute autre, alors que les autres formes, *maculata* exceptée, se rencontrent en abondance dans toutes les stations voisines. Un certain nombre de ces exemplaires ont servi aux élevages et se sont comporté comme ceux de Chaville.

Je n'ai pu suivre l'évolution de *viridis* dans cette station, une bande de canards les ayant totalement fait disparaître. Il est à remarquer que, dans cette mare, se trouvaient encore en septembre des larves de 4e et même de 3e mue, dont celles que j'ai élevées ne m'ont donné que des *viridis*. A la même époque, il m'était difficile, dans cette région, de trouver encore les larves de 5e mue de *glauca* ou *furcata*, que je recherchais pour l'étude de la spermatogénèse. D'une façon générale, chaque fois que j'ai trouvé des larves à une époque tardive pour la région considérée, c'étaient des larves de *viridis*.

Hérédité des diverses formes.

J'ai déjà brièvement indiqué, dans mon résumé systématique, les motifs qui n'avaient amené à distinguer cette forme *viridis* et, en relatant les captures de Chaville, j'ai exposé mon incertitude. A un moment où je croyais encore à la valeur des expressions *espèces* et *variétés* en systématique, j'ai appelé types aberrants (1) un certain nombre de formes de l'observation desquelles est sortie la forme *viridis*.

Je me trouvais en présence des formes très variées revêtues par *N. glauca* et dont la Pl. V, l. 1 à 7 et l. 18, donne une idée. Il faut remarquer que si les exemplaires de cette dernière ligne, qui sont tous des *viridis*, étaient répartis parmi les autres, ils perdraient cet *air de famille*, qu'ils présentent incontestablement. L. 18, c. 1, par exemple, se rapproche davantage de l. 7, c. 5, que de l. 18, c. 8, qui, elle, paraît plutôt voisine, de l. 1, c. 6; l. 18, c. 5, paraîtrait à sa place l. 2, c. 3 à 4, etc..

(1) Soc. de Biol., 12 janv. 1907.

Si j'avais fait une coupure en 1907, uniquement d'après la coloration et la répartition de la pigmentation, elle eût été toute autre que celle à laquelle j'ai été amené par l'étude de l'éthologie, de la descendance et de l'amphimixie.

Qu'y avait-il d'héréditaire dans toutes ces formes? Etait-ce la même descendance avec des différences individuelles dépendant seulement des facteurs actuels? Etait-il possible au contraire de faire des coupures correspondant à une réalité et, dans ce cas, ces coupures seraient-elles en rapport avec la coloration des élytres? Quelles seraient-elles et quelle serait leur valeur? Voilà comment je comprendrais aujourd'hui que le problème fût posé. En 1907, je cherchais encore à distinguer des espèces et des variétés.

Quoiqu'il en soit, afin de me rendre compte de ce que signifiaient les aspects variés présentés par les élytres de *N. glauca*, j'avais mis en reproduction un certain nombre de femelles capturées accouplées. Je constatai que les *furcata* étaient toujours accouplées avec des *furcata*, tandis que les *glauca*, plus ou moins tachées, l'étaient ou paraissaient l'être entre elles d'une façon quelconque. Je récoltai également des larves, les élevai jusqu'à l'adulte et m'en servis alors pour essayer des accouplements. Ils ne réussirent pas la première année, soit que, ignorant le moment exact de la maturité sexuelle des diverses formes, je ne les eusse pas essayés au moment convenable, soit que les conditions des élevages fussent encore trop défectueuses, ou pour toute autre cause. Lorsque je dis que les accouplements ne réussissaient pas, cela signifie que je n'étais pas parvenu à accoupler à volonté une femelle et un mâle choisis, même quand ils me paraissaient identiques, mais, en mettant ensemble un certain nombre de mâles et de femelles, il y en avait qui s'accouplaient. Je pus ainsi constater que certaines des formes claires de *glauca*, reconnaissables pour moi, à ce moment, non à leurs élytres également plus ou moins tachées, mais à la teinte verdâtre et plus claire de la bordure des sternites, paraissaient ne s'accoupler qu'entre elles.

Ayant disséqué un grand nombre de Notonectes de Chaville, je remarquai, en décembre 1906, que les *glauca* foncées avaient les ovaires déjà garnis d'une série d'ovules, dont les derniers paraissaient presque mûrs. Une reprise du froid, en janvier, amena une sorte de régression, mais, à côté de loges vides, il restait des loges contenant des œufs à peu près formés. Les *glauca* claires, ou du moins un

certain nombre de celles qui me paraissaient telles, avaient, à cette époque, des ovaires peu formés, comparables à ceux des autres en novembre.

Cela n'était-il dû qu'à des différences individuelles ou était-ce caractéristique d'une forme héréditaire ?

Au laboratoire, j'obtins les pontes de *glauca* foncées, de capture récente, régulièrement à partir de janvier ; ce n'est que fin mars que les claires commencèrent à pondre à leur tour.

Les larves issues de ces claires étaient sensiblement plus petites que celles des foncées. Elles étaient également moins résistantes aux conditions d'élevage, peut-être, au premier stade du moins, parce que les larves de *Culex* que j'utilisais pour les nourrir, étaient un peu fortes pour leur taille.

En fait, alors que j'obtins un certain nombre d'adultes de *glauca* foncée, je ne pus obtenir qu'un seul adulte de *glauca* claire. Les observations, que je fis à cette époque sur la durée comparée des stades larvaires des diverses formes, furent faussées, parce que je n'avais pas attaché à la température l'influence considérable que je lui reconnus par la suite. Il n'y a pas en réalité, dans les mêmes conditions, de différence appréciable dans la durée de l'évolution des formes de notre région, depuis la ponte jusqu'à l'adulte.

Le descendant de la *glauca* claire, que j'obtins en 1907, fut bien semblable à la mère.

Les descendants des *glauca* foncées furent tous des *glauca* foncées, plus ou moins semblables à leurs parents.

Les descendants des *furcata* furent tous des *furcata*.

La constatation qu'à Audresselles, comme je l'ai signalé plus haut, la mare du communal ne contenait que des *glauca* claires et en abondance, dont toutes celles qui furent observées se comportèrent comme les précédentes, me fit penser que je me trouvais en présence d'une forme héréditaire distincte.

Néanmoins, les différences individuelles de coloration, tant des élytres que de l'ensemble du corps, coloration qui varie d'ailleurs dans une certaine mesure avec l'âge de l'insecte et les conditions du milieu, me laissaient un doute sur la valeur de cette coupure, alors surtout que je n'avais pu trouver, ni dans la morphologie externe, ni dans l'anatomie, aucun caractère distinctif, qui pût ne pas être confondu avec une variation individuelle. (Nous verrons plus tard que j'ai pu en reconnaître récemment dans l'armature génitale).

C'est alors que je cherchai à me rendre compte si, comme j'avais cru le remarquer, les différentes formes de notre région ne s'accouplaient réellement pas entre elles. On se souviendra que, si j'avais trouvé souvent des Notonectes accouplées, je n'avais pu encore obtenir, à volonté, l'accouplement d'un mâle et d'une femelle déterminés.

J'avais un certain nombre d'adultes, provenant de mes élevages; je recueillis en outre plusieurs centaines de larves, de 3e ou de 4e mue, et je les isolai, en juillet 1907. Les bocaux, où elles furent placées, restèrent tout l'été dans un courant d'eau de Seine, qui maintint la température entre 14 et 21 degrés. En octobre, les *maculata* commencèrent à pondre et j'obtins à volonté des accouplements. Pour que l'accouplement ait lieu, il me suffisait de mettre le mâle avec la femelle, à la condition que la température fût supérieure à 12°, et d'autant plus rapidement que la température était plus élevée. En décembre et janvier, suivant les individus, *glauca* et *furcata* se mirent à pondre à leur tour, et s'accouplèrent de même à volonté, mais j'essayai en vain des croisements entre ces deux formes. En mars, *glauca* claire commença également à pondre et à s'accoupler. A ce moment, les autres formes pondaient toujours et les couples, précédemment formés, que j'avais laissés ensemble, et qui, après le premier accouplement, étaient restés jusqu'ici sans s'accoupler, recommençaient à le faire [1]. J'essayai alors d'obtenir des accouplements entre *glauca* claire et *glauca* foncée: je pris dix des mâles de *glauca* foncée qui étaient restés jusqu'alors éloignés de toute femelle, et je les mis ensemble avec une femelle de *glauca* claire, également isolée depuis l'avant-dernier stade larvaire. Les mâles, très agités, tentèrent immédiatement de s'accoupler entre eux, s'accolant dans la position habituelle. L'abdomen de celui qui était au-dessous, dans la position mâle, se distendait, l'extrémité se recourbait et l'armature génitale, qui sert de gaine au pénis, faisait effort pour pénétrer dans le cloaque de l'individu, qui occupait la position femelle. Celui-ci ne gardait cette position que quelques secondes et, se dégageant de l'étreinte de l'autre, cherchait à son tour à prendre la position mâle, soit avec celui-là soit avec un autre. Quant à la femelle, elle ne manifestait

[1] J'indiquerai, dans un prochain mémoire, les observations que j'ai faites sur ce sujet et sur la durée de vie des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal.

aucune agitation apparente et je ne percevais aucun mouvement de l'abdomen ni de l'armature génitale. Les mâles, qui se poursuivaient l'un l'autre, la heurtant parfois au passage, ne paraissaient pas plus influencés par sa présence que par un débris végétal. Une seule fois l'un deux parut exécuter dans sa direction un mouvement qui l'en approcha à deux centimètres, une fois là il s'en écarta brusquement.

Après 15 minutes, je mis la femelle avec un mâle de sa forme : l'accouplement eut lieu en moins de 3 secondes. Trois des mâles s'accouplèrent également en quelques secondes, lorsqu'ils furent mis avec des femelles de leur forme ; les autres furent réservés. Je fis le même essai en sens inverse avec 10 mâles *glauca claire* et 1 femelle *glauca foncée* ; il donna le même résultat, sauf que l'un des mâles, sur les 4 essayés après la tentative d'accouplement, ne s'accoupla pas avec la femelle de sa forme. Comme il mourut le lendemain, il y a lieu de croire qu'il n'était déjà plus, au moment de l'expérience, dans un état normal.

Une seconde épreuve fut tentée, en mettant cette fois un mâle avec dix femelles. Elle ne réussit pas davantage, ni dans l'un, ni dans l'autre sens ; mais il est à remarquer que les femelles, mises ensemble, ne manifestèrent pas les symptômes d'excitation sexuelle, que les mâles avaient présentés. Cependant, toutes celles qui furent mises en présence de mâles de leur forme s'accouplèrent immédiatement. Les autres furent réservées pour des observations ultérieures et furent toutes accouplées finalement avec des mâles de leur forme, différents seulement par la quantité et la répartition des taches. Tous ces accouplements furent féconds.

Enfin, à diverses reprises, j'essayai de communiquer aux femelles de *glauca claire* l'odeur de *glauca foncée*, et réciproquement. Je le fis spécialement en laissant quelques heures dans un tube à sec une femelle avec un grand nombre d'autres, de façon à ce que les insectes soient les uns sur les autres, conditions auxquelles un objet quelconque s'imprégne fortement de leur odeur : ce fut sans résultat.

Si des résultats négatifs ne sont jamais d'une certitude absolue et s'il est prudent d'admettre encore que, dans certains cas, il puisse y avoir accouplement entre *glauca* claire et *glauca* foncée, on m'accordera cependant d'après ces essais que, dans la nature, dans notre région tout au moins, et pour les formes observées, l'amphimixie, si elle a lieu, n'est pas la règle.

de Comme, d'autre part, je suis parvenu à constater, et dans l'armature génitale mâle, et dans l'armature génitale femelle, des différences, que j'exposerai plus tard et qui me paraissent pouvoir être nettement distinguées des différences individuelles, il me semble que : les différences de coloration (élytres et ensemble), — les différences de taille (adultes, larves et œufs), — les différences éthologiques (mâturité, etc.), — l'amixie, — les différences dans l'armature sexuelle, — l'hérédité — non seulement justifient mais nécessitent dans *N. glauca* une coupure, laquelle, pour n'avoir pas été faite jusqu'ici et ne pas paraître évidente à un taxinomiste qui se contenterait d'exemplaires desséchés, n'en correspond pas moins à la réalité et, sans laquelle, l'évolution présente et à venir de *Notonecta* resterait incompréhensible.

Nous verrons plus tard (p. 436) comment, après avoir établi une nouvelle forme : *N. viridis*, j'ai été amené par contre à supprimer une forme ancienne : *N. marmorea*, qui n'a aucune raison d'être distinguée.

Comme je l'ai indiqué lors de l'exposé taxinomique, il convient de réserver notre opinion relativement aux exemplaires des collections. D'après celles-ci en effet, il semblerait que *N. viridis* se rencontre un peu partout, même en Amérique. Les exemplaires de l'Afrique du Nord, que j'ai vus, en particulier ceux du Muséum à Paris et ceux du musée de Gênes, ceux-ci originaires de Tunisie, paraissent bien semblables à ceux de Chaville, l. 18, c. 7 et 8. Je ne me permettrai cependant de considérer comme appartenant certainement à cette forme que les individus d'Audresselles dont il a été question plus haut, et ceux de Toulouse, de Banyuls et de Rosas, en Espagne, que j'ai pu observer à l'état vivant, et dont j'ai rapporté un certain nombre au laboratoire, où ils se sont comporté comme ceux de Chaville. Quant aux exemplaires de ces mêmes provenances que j'ai étudiés, conservés dans une solution appropriée, ils ont également correspondu à ceux-ci, sous tous les rapports où j'ai été amené à les examiner [1].

---

[1] Il n'est peut-être pas inutile d'exprimer à cette place, le regret que les errements anciens continuent à être encore à peu près partout suivis pour la conservation des Insectes. A sec ou en alcool, voilà les deux principaux, sinon les seuls moyens employés, et le premier souci du musée ou du collectionneur qui reçoit un envoi est d'épingler son contenu. Si on fait des conserves en alcool, c'est généralement quand on ne peut pas faire autrement et, trop souvent, la quantité de liquide est tout à fait

Après avoir ainsi bien établi la réalité de la forme *N. viridis* nous allons reprendre nos recherches dans les divers habitats et revenir tout d'abord à la région côtière où nous étions.

Nord de la France et Angleterre.

A Wimereux, non loin de la Station Zoologique, dans deux trous d'un mètre cube, à droite et à gauche de la route d'Ambleteuse, dans une série de mares de la propriété de M. Bary et dans celles que forme la Zoie, j'ai trouvé à diverses reprises, *glauca, viridis,* et *furcata*. Je les ai trouvées également au fond d'une briqueterie, à Audresselles, où dominait *furcata*; *glauca* se rencontre tout le long de la Selle. Par contre je n'ai jamais pu capturer de Notonectes dans les mares qui sont le long de la mer entre Ambleteuse et Audresselles; elles paraissent cependant constituer un habitat propice. J'y ai pris en quantité *Corixa, Plea* et *Naucoris* dont je n'ai pas déterminé les espèces [1] et, d'après mes observations au laboratoire, la présence de *Naucoris* en abondance suffit pour expliquer l'absence de *Notonecta*.

En Angleterre, si j'ai pu consulter avec fruit la collection de la Linnean Society et celle du British Museum, je n'ai pu opérer personnellement beaucoup de captures. Celles que j'ai faites dans le comté de Kent m'ont donné les mêmes résultats que celles des côtes de la Manche, de l'Authie au Gris-Nez. Je n'ai pas trouvé *maculata* et n'ai vu au British Museum que peu de Notonectes en provenance d'Angleterre, mais la collection de Puton qui se trouve au Muséum, à Paris, renferme un exemplaire de *maculata*, provenant de Cotkill

---

insuffisante pour le nombre des insectes. Les envois, d'ailleurs, sont généralement faits avec le plus d'insectes et le moins d'alcool possibles et, au déballage, c'est un mélange sans nom, où domine l'odeur de la pourriture.

Pour tirer des collections tout le parti qu'elles comportent, l'examen de la morphologie externe ne suffit pas et l'alcool ne permet pas l'étude anatomique d'organes délicats. On peut trouver, *variables suivant les différents groupes,* des solutions conservatrices appropriées, qui permettent, après des années, d'opérer encore une dissection fine.

En conservant les Notonectes dans la solution suivante :

eau.....	1 litre
formol du commerce.	40 gr.
sel de cuisine.....	7 gr. 1/2.

j'ai pu, en 1909, reconnaître l'état des ovaires d'une femelle, capturée en 1906, et constater s'il y avait ou non des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal.

[1] On peut être étonné que, ayant entrepris l'étude éthologique de *Notonecta,* je ne fasse pas plus souvent mention des autres Hydrocorises que j'ai pu observer en même temps. Si je ne l'ai pas fait c'est que, et on le comprendra sans que j'y insiste, il eût été généralement nécessaire, pour que ces observations aient quelque valeur, que je fisse pour les Hydrocorises le même travail que j'avais entrepris pour *Notonecta*.

(Bertshire), et DOUGLAS et SCOTT, qui l'ont nettement décrite, la donnent comme se rencontrant dans la région ouest de l'Angleterre.

Je n'ai aucuns renseignements sur les Notonectes d'Irlande ou d'Ecosse. Il serait en particulier intéressant de savoir si l'on n'y rencontre pas *N. lutea* MÜLLER, que nous allons trouver en Allemagne et vers le Nord.

Dans le nord de la France, vers la frontière belge, à Lille, M. SALMON a bien voulu capturer pour moi des Notonectes, qui se sont trouvé être des *glauca,* plus ou moins tachées, des *furcata* et des *maculata*, tout à fait semblables à celles de Paris. Les captures de *maculata* ont eu lieu dans le bassin du jardin botanique. Ce fait est à rapprocher de la capture que j'ai faite de la même forme dans le bassin du jardin botanique, à Bonn a/R, dans une région où elle n'avait pas encore été signalée jusqu'alors ; nous en reparlerons.

Dans la région de Valenciennes où j'ai souvent opéré des recherches depuis 3 ans, je n'ai trouvé que peu de stations de Notonectes, quoique le pays soit très marécageux.

Il serait un peu long d'exposer ces recherches en détail et il suffira de dire que les Notonectes se trouvèrent seulement là où il y avait des plantes aquatiques propices, et, dans ces stations mêmes, seulement dans les parties où ces plantes étaient disposées comme nous l'avons vu précédemment.

Les observations ont été confirmées d'année en année, et à diverses époques de l'année.

Viridis n'y a été rencontrée qu'en une seule station et en petite quantité. Partout ailleurs je n'ai trouvé que des *glauca,* très voisines de celles dont les élytres figurent à la Pl. V, lignes 2 à 7, mais de tonalité générale uniforme, telles que celles : l. 4, c. 3 et l. 5, c. 4 et 5 ; *la plus tachée correspond à l'élytre l. 1, c. 4.*

Ce dernier point est le plus important à retenir des observations faites dans cette région. Il nous servira lorsque nous chercherons à comprendre ce que signifient les formes *glauca, furcata* et leurs intermédiaires.

Avant de franchir la frontière, disons que, vers l'est, le midi et l'ouest, jusqu'à Lyon, Limoges et la Charente, les captures que j'ai pu opérer ou que d'autres ont bien voulu faire pour moi, soit en tout deux mille et quelques exemplaires, de 21 localités différentes, m'ont montré que les Notonectes de ces régions ne différaient en rien de celles des environs immédiats de Paris. Les individus que j'ai

élevés en provenance de diverses stations, se sont comporté comme ceux de notre région, avec lesquels ils se sont accouplés. Lorsque les conditions étaient convenables, ces accouplements ont été féconds. Dans les collections, je n'ai constaté rien de particulier, sauf un seul individu de la collection NOUALHIER, au Muséum, dont NOUALHIER a fait une espèce : *N. inversa*. Cet exemplaire est unique et je n'ai rien trouvé, même dans les formes exotiques, qui puisse lui être assimilé. Les élytres sont bien voisines de celles de *glauca*, mais les deux bandes flaves du clavus et du corium, au lieu d'être pâles, sont d'un brun rouge intense. Si ce n'est pas une erreur de provenance et s'il est bien de la région de Limoges, c'est vraisemblablement ou un cas pathologique ou une anomalie. De la Charente, je possède quelques centaines de Notonectes de diverses provenances capturées pour moi, par M. GIRAUDEAU, à Lignières-Sonneville. Elles comprennent, avec les formes précitées, un certain nombre d'exemplaires des formes méridionales dont il sera question plus loin.

Continuons maintenant nos recherches vers le nord et l'est ; c'est l'ordre dans lequel je les ai faites et celui qui sera le plus clair. Nous ne trouverons plus en Hollande *N. maculata* FABR. mais nocrentrerons en Schleswig-Holstein *N. lutea* MÜLLER. Nous suivrons à peu près les limites méridionales de l'habitat de celle-ci, c'est-à-dire la Prusse et la Bohême, nous constaterons en passant, en Autriche, le commencement d'une variation de *N. glauca*, qui va en s'accentuant vers l'est et que nous suivrons ultérieurement ; revenant par la Bavière et la Suisse, nous y rencontrerons *N. lutea*, pour la dernière fois. De là nous explorerons la France méridionale, où nous rencontrerons, avec une forme différente de *N. glauca* ou du moins supposée telle, une série complète de passages entre l'élytre claire et l'élytre noire ; nous les étudierons particulièrement.

Belgique. En Belgique, comme je l'ai déjà dit, *maculata* a été capturée par Ed. DUBOIS et reconnue par SCHOUTEDEN, dans la collection duquel figurent, au Musée de Bruxelles, des exemplaires provenant de Fontaine-l'Évêque, de Watermael et de Woluve-St-Pierre. Si je ne me trompe, DUBOIS l'ayant pêchée dans ces dernières années, elle fut déterminée par SCHOUTEDEN, qui la retrouva dans la collection où elle avait été classée comme *marmorea*. Mais les plus anciens exemplaires datent du26 août 1898.

Le Musée de Bruxelles, qui est organisé de façon à présenter, aussi complète que possible, la série des formes qui se sont

succédé dans la région, au cours des âges, possède une collection relativement très riche de Notonectes de la Belgique. C'est, avec les Musées de Berlin et de Vienne, celui où j'ai trouvé les plus nombreux exemplaires *en provenance du pays même*.

Leur énumération, même avec l'indication de la date et du lieu de leur capture, serait sans utilité pour nous, étant donnée l'ignorance où nous resterions des conditions spéciales à chaque habitat. C'est donc dans son ensemble que nous considérerons la région, qui présente d'ailleurs une homogénéité suffisante et ne diffère pas sensiblement du nord de la France.

Les Notonectes qui s'y rencontrent paraissent identiques à celles de la région de Paris, vers le nord. Je n'en ai pas élevé ; mais comme j'en ai élevé de Condé-sur-l'Escaut, de Hollande et du Schleswig, qui se sont comporté comme celles-ci, je ne mets pas en doute que celles de Belgique auraient fait de même. Un petit nombre de *furcata* présentent une légère tache flave en prolongement de la bande flave du corium. Nous avons trouvé la même particularité en France, rare également, sauf dans le Calvados, où, comme nous l'avons vu, elle présente plus de fréquence et parfois plus d'intensité.

Avant de passer en Hollande où, comme je l'ai déjà dit, nous ne trouverons plus *N. maculata*, faisons un crochet jusqu'à Bonn a/R, où elle se rencontre encore. J'ai pu, en août 1907, y faire quelques pêches fructueuses, grâce à M. Walt. Voigt, qui voulut bien m'accompagner à quelques bons endroits et opérer encore ultérieurement des captures pour mon compte. Il est à remarquer que je ne trouvai *maculata* que dans un petit bassin cimenté du jardin botanique : elle y était seule. A proximité, dans un étang en partie ombragé, se trouvaient en abondance des *glauca*, dont tous les caractères, internes et externes, sont semblables aux caractères des *glauca* de Chaville. Un certain nombre étaient plus ou moins tachées, mais aucune plus que celle de la Pl. V, 1 1, c 3. Leur répartition dans l'étang donnait lieu aux mêmes observations que celles exposées plus haut.

Les 1 et 2 août, nous explorâmes, en dehors de Bonn, deux séries de stations, les unes contituées par diverses mares sur les hauteurs boisées qui se trouvent entre Bonn et Godesberg, les autres par de petits havres sur la rive droite du Rhin, en aval du confluent de la Sieg, à Mondorf. Ni dans les unes, ni dans les autres, nous ne trouvâmes de *maculata*, mais des *glauca* plus ou moins abondantes avec quelques *viridis* et quelques *furcata*. La répartition des

Notonectes suivant le faciès des mares fut partout conforme aux observations précédentes et nous ne trouvâmes en particulier aucune Notonecte dans un étang, en forêt, où ne se trouvaient que des *Lemna,* tandis que, quelques centaines de mètres plus loin, nous en trouvâmes en abondance dans un autre étang, où se trouvaient des plantes aquatiques appropriées. Il en fut de même dans la série des petits havres de Mondorf. Ils communiquent tous, soit entre eux soit avec le Rhin, leur largeur et leur profondeur sont très variables, mais la répartition des Notonectes parait y être commandée uniquement par celle de la flore. Quoique les mares ou étangs des premières stations fussent dans des situations très différentes, les uns en rase campagne, les autres au milieu des bois, que leurs dimensions et leur profondeur fussent également très variables, nous avons trouvé des Notonectes partout où la flore était propice et n'avons remarqué aucune spécialisation d'habitat comme nous en avons constaté à Ablon et comme nous en trouverons à Plœn, dans des mares extrêmement voisines.

Aucune différence ne fut même constatée dans les formes des deux séries si différentes de stations, sauf que celles des hauteurs étaient dans l'ensemble à un stade moins avancé que celles des havres du Rhin, où les adultes étaient en majorité, tandis que les premières étaient pour la plupart à l'état larvaire. Le degré de l'évolution dans les différentes mares était nettement en rapport avec la température relative de celle-ci, déduite de la profondeur, des dimensions et de la situation.

Hollande. Remontons maintenant vers la Hollande et arrêtons-nous à Leyde où j'ai pu, comme à Bonn, faire quelques pêches interessantes, grâce au concours de M. Van der Weele.

Le Musée de Leyde contient quelques exemplaires exotiques intéressants mais, de Hollande, il ne possède qu'une *furcata*, de Nykerk, et quelques *glauca* de Breda, les unes typiques, les autres plus ou moins tachées, analogues à celles de Belgique.

J'ai capturé *glauca* en grande quantité près de la gare. (30 juillet 1907). Il n'y avait que des adultes et quelques larves au dernier stade. Elles étaient très voisines de celles de Condé et fort peu étaient tachées. Le lendemain, nous avons pêché dans le vieux Rhin, entre Katwyk et Nordwyk-sur-mer, et y avons trouvé beaucoup de Notonectes, mais presque toutes à l'état larvaire et même à des stades peu avancés, correspondant à un retard de un à deux mois sur la

station précédente. Les rares adultes étaient des *glauca* semblables aux autres et les larves, autant que j'ai pu les examiner, étaient aussi des *glauca*. Je ne les ai pas toutes déterminées et ne puis d'ailleurs le faire aux stades jeunes, mais le fait que *maculata*, par suite de sa ponte plus hâtive, est toujours, là où elle se rencontre, en avance sur *glauca*, donne lieu de croire que ces larves n'étaient pas des *maculata*; par contre il pouvait y avoir dans le nombre des *viridis* et des *furcata*.

Le vieux Rhin, qui se jette à la mer à cet endroit, n'a que vingt à trente mètres de largeur. Il est endigué et éclusé, et son cours est très ralenti. Les digues sont en pente de 45° et garnies, sur un mètre au bord de l'eau, d'une végétation tout à fait propice aux Notonectes; c'est au milieu de cette végétation que nous les avons capturées en abondance, avec de nombreuses petites Corises de diverses espèces, dont beaucoup également à l'état larvaire.

La différence présentée relativement au développement par les deux stations, dont il vient d'être question, doit être attribuée, sans nul doute, à la différence de température, surtout en juin et juillet. Les fossés des environs immédiats de Leyde, protégés des vents de mer, à eau stagnante et peu profonds, sont certainement, à cette époque, à une température moyenne de quelques degrés supérieure à celle du vieux Rhin, près de la digue de mer. On comprendra qu'il eût été illusoire de faire des observations précises de température au cours des explorations rapides que j'ai pu faire de toutes ces localités, mais j'ai entrepris à Berck-sur-mer, dans des stations différant uniquement par leur distance à la mer, une série d'observations auxquelles les précédentes pourront utilement être rattachées.

J'ai pu faire ultérieurement opérer quelques pêches à Zaandam, elles comprenaient des *glauca* et des *viridis*.

M. R. W. Dammermann, à Arnhem, a eu l'obligeance de faire quelques pêches à mon intention. Il m'a adressé des *furcata*, des *viridis* et des larves à divers stades provenant de diverses stations. A Arnhem même, en juillet 1907, il ne prit que des larves, en août des larves et quelques adultes de *glauca* et de *furcata*, en septembre uniquement des adultes. Dans l'île de Texel, le 27 juillet, il captura des larves et deux adultes de *glauca*, le 18 août il prit encore quelques larves, mais en majorité des adultes qui étaient tous des *furcata* ou des *viridis*. A la Haye, les 22 et 29 septembre, il ne

captura que des *glauca* adultes ; de même à Utrecht le 19 octobre et à Groningue le 16 novembre.

Je n'ai rien trouvé au Musée d'Amsterdam.

Si nous quittons la Hollande et nous dirigeons vers le Danemark, en passant par Hambourg, nous y retrouverons *maculata*. Je n'ai personnellement pu capturer aucune Notonecte dans la région de Hambourg et le Musée n'en possède pas de la région même, mais M. Gebien voulut bien faire à mon intention, dans les environs, quelques pêches qui furent particulièrement fructueuses. J'ai reçu de lui trois lots de trois provenances différentes, en date des 18 et 22 septembre et du 15 octobre 1907. Ils contiennent encore 2 à 3 % de larves, et leur composition est, pour le principale lot, de 100 *glauca* pour 3 *furcata* et 4 ou 5 *maculata*.

Slesvig-Holstein.

A Plœn, près de Kiel, où nous irons ensuite, nous perdrons de nouveau *maculata* et cependant j'ai examiné de cette région plus de 3.000 Notonectes, de plus de quarante provenances différentes. Au musée de Kiel, les deux seuls exemplaires d'Allemagne qui s'y trouvent sont deux *maculata* étiquetés : Schleswig ; tous les autres exemplaires sont du sud de la France.

Nous nous arrêterons un peu à Plœn, où j'ai pu faire quelques observations intéressantes, grâce à l'obligeance du Dr Zacharias, qui mit à ma disposition le pêcheur de la station biologique qu'il a fondée sur les bords du lac. D'autre part, M. Jurgen Schrœder, instituteur à Kossau, entomologiste, fit pour moi de nombreuses pêches dans les environs, avec des indications très complètes sur les différents habitats et leur nature.

L'aspect général de cette partie du Holstein est bien connu et je ne m'y attarderai pas. Des deux stations que j'ai explorées personnellement, la première, Vogelberg, où j'ai trouvé de nombreuses *glauca* adultes et des larves de 4e et de 5e mue, est un grand étang garnie d'une flore abondante et variée, au pied d'une colline, dans un bas fond marécageux. La répartition des Notonectes s'y est montrée telle que nous l'avons constatée jusqu'ici. J'ai fait parvenir au laboratoire, à Paris, une centaine d'adultes, que j'ai pu suivre et dont j'ai obtenu des accouplements féconds avec les *glauca* de notre région.

A Heits, à 5 ou 6 kilomètres de Plœn, dans la direction d'Eutin, se trouve l'autre station, constituée par un groupe de 7 mares, résultant de l'exploitation ancienne de la tourbe. La plus grande peut avoir 30 à 40 mètres sur 4 à 5, d'autres n'ont que 3 à 4 mètres carrés. La

profondeur est partout de 2 à 3 mètres. Elles sont au plus à quelques mètres, parfois à moins d'un mètre, les unes des autres, mais diffèrent, soit par la végétation qui les borde, soit par leur propre flore.

J'y ai constaté les exemples les plus nets de localisation qu'il m'ait été donné de rencontrer, plus étonnants que ceux d'Ablon dont il a été question plus haut. A l'exception de la plus grande, dont je n'ai pu atteindre toute la partie centrale, mais que j'ai cependant explorée à peu près à fond, grâce à une jetée lavoir, je puis être certain d'avoir recueilli presque toutes les Notonectes, là où j'en ai trouvé.

Dans cette plus grande mare, bordée au sud de plantes aquatiques et protégée au nord par une haie d'arbustes, j'ai trouvé sur toute la rive sud et dans cette partie seulement, une centaine de *glauca* adultes et une cinquantaine de larves, de la 3e à la 4e mue, les plus avancées étant les plus nombreuses.

Dans la 2e mare, large de 2 à 3 mètres, longeant la partie nord de la première et bordée au sud par la même haie d'arbustes, dégagée par contre dans sa propre partie nord et garnie d'une flore aquatique moins abondante mais répartie uniformément, j'ai trouvé dans toute son étendue, mais en quantité moindre, des *glauca* et des larves comme dans la précédente.

Au voisinage immédiat de cette mare, une autre de 4 mètres carrés, ne contenant qu'un pied d'une plante peu drue, ne m'a donné que des *lutea*, toutes adultes, exactement 34.

Dans une autre, j'ai trouvé, au sud, dans des plantes aquatiques, *glauca*, *furcata* et des larves, et, au nord, dans une partie presque dégarnie, des *lutea* adultes.

Dans deux mares, je n'ai rien trouvé, mais l'approche en était impossible sur une partie de leur pourtour.

Enfin, dans la dernière, de 3 à 4 mètres carrés, je n'ai trouvé que *furcata*, adultes et larves de 5e mue. Cette mare était à une dizaine de mètres des autres, sans végétation à l'entour et avec une flore aquatique très peu fournie.

Retenons ces faits, que nous comparerons à ceux que nous avons déjà constatés et à ceux qu'il nous reste à relater sur la même question.

Ajoutons que les *lutea*, expédiées en partie à Paris, donnèrent en cours de route un déchet de 50 %, alors que les *glauca* parvinrent sans déchet appréciable ; toutes les *lutea* moururent d'ailleurs 8 à 10

jours après leur arrivée, et j'en compris plus tard la cause en constatant qu'elles étaient, non des adultes de la nouvelle génération, mais bien de vieux adultes de la génération précédente.

Danemark. En Danemark, l'obligeance de M. MEINERT et celle de M. BÖVING, qui voulut bien me guider dans mes pêches, n'ont permis des constations précieuses. J'ai déjà relaté, à propos de la systématique, celles que j'avais faites sur les types de *marmorea* FABRICIUS, qui ne sont autres que des *maculata* du même.

La collection du Musée contient des exemplaires d'Hydrocorises du Brésil, qui, morphologiquement du moins, constituent des formes de passage entre *Notonecta*, *Plea* et *Nepa;* il faudrait pouvoir en faire l'anatomie comparée pour préciser leur parenté probable.

Parmi les Notonectes exotiques, une soi-disant *lutea* de Tanger est manifestement une erreur : ce n'est pas une *lutea*, mais une immature d'une autre forme.

Les quelques exemplaires provenant du Danemark sont comparables à ceux de Plœn. Certaines des *furcata* possèdent la tache flave que nous avons rencontrée dans la région de Paris, principalement dans le Calvados.

Notons une capture faite dans les anciens fossés des fortifications, actuellement jardins de Tivoli, en juillet 1888 (antérieurement au 22) et comprenant :

10 larves après la 4e mue.
100 — 5e
5 adultes.

Il n'existe dans les collections et nous n'avons capturé aucune *maculata* de Danemark. Les exemplaires méridionaux de *marmorea* qui s'y trouvent sont en général, comme nous avions pu le remarquer déjà au Musée de Bruxelles, beaucoup plus tachés que ceux du nord. Nous comprendrons ce fait lorsque nous examinerons et discuterons les captures faites dans le sud de la France.

Les pêches, que j'ai pu opérer moi-même aux environs de Copenhague, ont encore confirmé les observations, précédemment faites, relativement à la répartition des Notonectes suivant la flore aquatique ; je ne m'y étendrai pas. Nous avons trouvé *glauca* à l'exclusion de *lutea* dans une mare, *lutea* et *glauca* dans une autre, mais chacune confinée dans une certaine partie ; enfin, dans un étang de quelques hectares, nous n'avons trouvé que *lutea*, mais n'avons pu

l'explorer complètement. Les adultes étaient en majorité et, dans l'ensemble, l'évolution de *glauca* était plus avancée qu'en Hollande et à Plœn ; disons tout de suite que celle de *lutea*, comme nous le verrons plus tard, est différente de celle de *glauca*.

A Malmœ, en Suède, j'ai fait quelques captures analogues aux précédentes.

A Stettin, à Berlin, à Dresde, les collections des Musées furent très gracieusement mises à ma disposition et j'ai étudié assez longuement en particulier celle de Berlin qui est fort riche. Elle possède un certain nombre d'exemplaires de la région dont une partie, y compris de nombreuses larves, sont conservés dans l'alcool. Voici par exemple le détail d'un lot très intéressant ; il provient de Pankew, près de Berlin, où les captures furent faites dans des prairies marécageuses (Wiesentümpel) :

28 IV 04 —	4 *glauca* adultes.	
5 VI 04 —	12 d°	dont une à demi tachée.
16 VI 04 —	2 larves 4e mue.	
	18 —	5e mue.
3 VII 04 —	250 larves 5e mue.	

Quoique ces exemplaires fussent conservés dans l'alcool, il me fut possible de m'assurer que les adultes capturés le 5 juin appartenaient encore à l'ancienne génération.

Un autre lot provenait d'Oranienburg, [région de Berlin] ; il avait été capturé dans un grand étang du parc du château, garni de plantes aquatiques, et comprenait :

Date 5 VI 07	= 10 larves	après la	2e mue,
— 22 —	= 10	—	3e —
— —	= 2	—	4e —

Dans la même localité avaient été capturées :

Date 13 VI 07	= 5 *glauca* adultes,	dans un étang,	
— 30	= 12 larves	après la	4e mue dans une mare,
—	= 3	—	5e mue dans la même.

On comprend combien des lots établis et conservés de cette façon peuvent être utiles, le cas échéant, et combien il serait à désirer que de tel exemples fussent suivis, dans tous les cas où il est possible de le faire.

L'étendue de ce mémoire ne me permet pas de décrire les collections en détail, disons seulement que, ni à Berlin ni ailleurs, je n'ai trouvé d'exemplaires de *maculata,* originaires de Prusse. *Lutea* a été trouvée dans les environs mêmes de Berlin, quant aux *glauca*, aux *furcata* et aux *viridis,* elles paraissent être identiques à celles de notre région et dans des proportions analogues, autant que le nombre relativement petit des exemplaires et des stations permet de l'avancer.

Nous reviendrons, en leur temps, sur les exemplaires, provenant d'autres régions, qui se trouvent au musée de Berlin. Ceux de Chypre, de Sardaigne et des Cyclades accentuent notre impression qu'il existe, dans la zone méditerranéenne, toute la série des passages entre *glauca* et *furcata.*

Quelques exemplaires exotiques, qui présentent des particularités intéressantes, peuvent cependant nous arrêter.

C'est d'abord un exemplaire du sud de Ceylan, capturé en mai 1889 par H. Fruhstorfer : les ailes et les élytres sont transparentes, avec des taches noir de fumée en bordure. Le scutellum est d'un jaune blanchâtre ainsi que tout le reste du corps ; l'abdomen se termine en pointe. Il ne correspond, à ma connaissance, à aucune Hydrocorise connue et il serait très désirable d'en avoir un certain nombre d'exemplaires et de les avoir, au moins en partie, autrement qu'à sec.

C'est ensuite un lot de 3 Notonectes de Ténériffe et de Madère. Elles sont cataloguées comme *umbrina,* c'est-à-dire *maculata*, et possèdent bien les élytres, les ailes et la forme des derniers segments caractéristiques de *maculata ;* mais, au lieu d'occuper seulement les 2e, 3e, 4e, et la moitié du 5e tergite, la tache noire occupe la moitié du 1er, les 2e, 3e, 4e, 5e, et la moitié du 6e. (Voir Pl. IV ign e1, N° 4, *maculata* typique).

Signalons enfin un exemplaire du Turkestan qui, au point de vue de la coloration et de la répartition de la pigmentation des élytres, paraît très voisin de *glauca.* A d'autres points de vue, il se rapprocherait des formes de la Chine orientale et du Japon. Il serait nécessaire d'avoir une certaine quantité de ces exemplaires sinon vivants, au moins dans une solution appropriée, pour les comprendre un peu.

Bohême. En Bohême nous retrouvons *maculata.* M. Fric a fait opérer des captures à mon intention : un lot des environs de Prague comprenait 107 *glauca* et 4 *maculata.* Ces *glauca* sont semblables à celles de la

région que nous venons de parcourir au nord de l'Europe centrale (1).

Au musée de Prague, j'ai trouvé 26 Notonectes de 6 localités différentes de Bohême. M. NICKERL a bien voulu mettre sa collection particulière à ma disposition et m'offrir quelques exemplaires. Il en possède une quarantaine d'une dizaine de localités différentes de la région. Autant que l'on peut conclure de ces petits nombres, et de ce que m'a adressé M. MUZIK à Kralup, les *maculata* ne se rencontreraient que dans les environs de Prague, les *lutea* que dans la région la plus élevée, en particulier du côté de Carlsbad, les *glauca* partout. Celles-ci semblables aux nôtres, plus ou moins tachées mais toujours avec un hiatus entre celles qui sont à moitié tachées et *furcata*. Je n'ai vu des *furcata* que d'Elbogen, près de Carlsbad, tout à fait semblables à celles des environs de Paris.

A Vienne, M. KAMMERER voulut bien me faire visiter le Biologische Versuchanstalt, dans les bassins duquel j'ai capturé quelques Notonectes. C'étaient toutes des *glauca*, semblables à celles de notre région.

Au Musée existe une collection très importante :

Quelques exemplaires de Bohême confirment ce qui vient d'être dit relativement à cette région, en particulier 38 *lutea* de Wittingau.

Lutea est encore représenté par des exemplaires provenant de Karabach, Caucase, (Arménie russe), et de Barnaul, Sibérie. Deux soi-disant *lutea* d'Alger et une de Tanger, de la collection SIGNORET, ne sont que des immatures d'autres formes.

Des exemplaires de *viridis*, ou paraissant tels, proviennent de Donauauen (Autriche) et de Syrie.

Les exemplaires, formant le passage entre *furcata* et *glauca*, en provenance du Sud-Ouest, Trieste, Italie, etc... sont tous conformes à ceux du midi de la France, (Pl. V, l. 8 à 10) mais ici, en Autriche même, nous commençons à trouver une autre série de formes. Les exemplaires du Musée ne nous permettent pas encore de la comprendre, et ce n'est que plus tard, quand nous aurons étudié des lots importants de Buda-Pesth et de Galicie, que nous pourrons la rattacher à ces formes de l'est, dont nous parlerons ultérieurement (Pl. V, l. 13 à 17). Ce qui nous frappe à première vue

(1) M. FRIC, naturaliste à Prague, a bien voulu se charger de me faire récolter des Notonectes dans diverses régions et m'a fait parvenir un certain nombre de lots en admirable état de conservation, dans la solution que j'ai indiquée p. 404.

dans les 65 *glauca* (?) de Donauauen, c'est qu'à côté d'exemplaires, qui ressemblent complètement à ceux que nous avons rencontré jusqu'ici dans tout le nord de l'Europe centrale, nous en trouvons qui présentent, au voisinage de la suture de la membrane, des taches d'un brun rouge tranchant nettement sur le fond général de l'élytre. De plus, nous rencontrons des exemplaires qui comblent l'hiatus existant partout jusqu'ici entre *furcata* et *glauca* à demi tachée (Pl. V, l. 1, c. 1 et 2). Nous reprendrons ce dernier point en même temps que le précédent.

Ni au Musée de Vienne, ni ailleurs, nous n'avons trouvé *maculata* de provenance autrichienne ou plus orientale, mais le nombre relativement très restreint des Notonectes, qui sont en ma possession ou que j'ai pu examiner provenant de ces régions, est loin de permettre d'affirmer qu'elle ne s'y rencontre pas.

Des exemplaires exotiques, nous retiendrons une série de vingt individus provenant de Yokohama et de Nagasaki, dont la coloration des élytres est très voisine de celle de *furcata*. Ils en diffèrent par quelques petits caractères et il serait très intéressant de pouvoir comparer les deux formes, à tous les points de vue.

Si nous revenons maintenant vers l'ouest, nous retrouvons, en Bavière, les formes auxquelles nous étions habitués dans notre région.

Bavière et Wurtemberg.

M. Hielmayr, à Munich, voulut bien m'apporter à Paris plusieurs centaines de Notonectes, qu'il avait prié M. Baer de récolter à mon intention. Elles proviennent des environs d'Augsburg et de Munich, et comprennent des *glauca* plus ou moins tachées, des *furcata* et des *maculata*, que l'on ne peut distinguer en rien de celles des environs de Paris.

M. Theodor Hüeber, à Ulm, l'auteur de « Deutschlands Wasserwanzen » voulut bien, avec la plus grande affabilité, mettre à ma disposition sa collection et sa compétence. Nous capturâmes *lutea* à Arnegg, à 9 kilomètres d'Ulm, dans des tourbières. Ulm est assez élevé et Arnegg l'est plus encore, 505 mètres. *Lutea* y était accompagnée de *glauca*, que nous trouvâmes également ailleurs, mais sans *lutea*. A cette date, 25 août 1907, il y avait encore des larves de 4e et de 5e mue ; les adultes de *glauca* étaient tous de la nouvelle génération, tandis que les *lutea*, du moins toutes celles que j'ai disséquées, avaient les organes sexuels en état de complète maturité.

Dans les environs d'Augsburg, je pus faire quelques captures avec l'aide de M. Munk, Directeur du Musée ; ce furent toutes des *glauca*, semblables aux précédentes, mais je ne trouvai pas de larves, ce qui est en rapport avec la différence d'altitude et de température moyenne des eaux des deux stations.

J'ai trouvé *maculata* dans un petit ruisseau du jardin de M. Bugnon, près de Genève. Au pied du Salève, dans une mare très ombragée où nous conduisit M. Frey-Gessner nous avons trouvé *glauca* et *furcata*, et pas de larves. Au sommet du Salève, où me guida M. Maerky, nous avons trouvé, dans quelques petites mares, *glauca* et *furcata*, avec des larves de 4e et de 5e mue.

Une des observations, qui me paraît mériter d'être relatée, est la suivante : M. Bugnon m'avait signalé la présence de Notonectes en abondance dans un parc, à Blonay, près Vevey. La pièce d'eau est constituée par un barrage, qui retient en partie les eaux d'un ruisseau à courant très rapide. Son étendue peut être de 20 mètres sur 5 à 6. Elle est complètement ombragée par des arbres d'assez grande taille et ne présente aucune flore aquatique. La connaissance que nous avons déjà de l'éthologie comparée des diverses formes de Notonectes permet de prévoir qu'un tel habitat ne peut convenir qu'à *maculata*. Effectivement, toutes celles que nous capturâmes étaitent des *maculata*. Il y avait également quelques larves de 5e mue, dont celles capturées furent ultérieurement reconnues comme étant aussi des *maculata*. C'est à la fin d'août 1907 que je traversai la Suisse.

Les *maculata*, dont il y avait plus d'un millier dans cette mare, se tenaient pour la plupart immobiles à fleur d'eau, dans les parties où les rayons solaires pouvaient pénétrer à travers le feuillage des arbres. Ces plages de lumière se déplaçant avec le soleil, nous constatâmes d'une façon très nette que les amas de Notonectes les suivaient graduellement. En réalité, les insectes plongeaient bien parfois et il y en avait également quelques-uns dans les parties à l'ombre, mais lorsqu'ils venaient se reposer ou respirer à la surface, c'était, en très grande majorité, dans les parties ensoleillées, ce qui donnait l'illusion du déplacement graduel des amas.

Ce fait paraît bien être en rapport avec le phototropisme positif que montrent *toutes* les Notonectes, mais, comme je ne l'ai jamais observé que sur *maculata*, même lorsqu'elle se trouve avec les autres formes, et que, dans ces conditions, *glauca* se rencontre

plutôt à l'ombre, il est probable que, dans ce cas, l'action du soleil s'exerce plutôt par la chaleur que par la lumière.

Ajoutons que, lorsque nous avions promené le troubleau le long d'un des côtés du réservoir, nous remarquions que les Notonectes s'accumulaient de l'autre côté, et inversement. C'est un phénomène qu'il ne m'a pas été donné d'observer avec les autres formes, même lorsqu'elles étaient placées dans des conditions analogues, peut-être par suite de leur habitude de vivre au milieu de plantes aquatiques.

Ces faits seront à rapprocher de ceux que nous observerons, à Banyuls et en Espagne, relativement à l'éthologie comparée des diverses formes.

Je n'ai capturé *lutea* nulle part en Suisse, quoique j'aie exploré le lac de Joux et les étangs et tourbières qui se trouvent à proximité, à 1.000 mètres d'altitude. Je n'y ai trouvé que *glauca* et des larves de 5e mue, dans les premiers jours de septembre 1907.

Dans les Musées, par contre, à Berne et à Genève, j'ai vu, à côté de *lutea* de Sibérie, des exemplaires non douteux de *lutea* provenant de diverses localités suisses. Deux exemplaires de *lutea* du Turkestan (musée de Genève) sont douteux.

M. John Jullien à Genève voulut bien m'adresser environ 200 Notonectes, qu'il avait capturées à mon intention le 6 octobre 1907, au lieu dit: La Tuilière, à Bernese près de Genève, à 406 m. d'altitude. Elles comprennent des *glauca*, des *furcata* et des *maculata* semblables à celles de la région de Paris. Les *glauca* paraissent seulement de taille moyenne légèrement supérieure.

Il en est de même de celles que M. Luscher-Honegger m'envoya de Zollikofen. Leur taille est très voisine de celle des *furcata*. Celles-ci s'y trouvent dans la proportion de 1/10 dans 3 lots et en majorité dans l'autre, et paraissent tout à fait semblables aux nôtres, y compris une petite tache fauve présentée par certains exemplaires dans le prolongement de la bande flave du corium.

Les exemplaires des Musées, en provenance de l'Argovie et de quelques autres localités, sont semblables aux précédents.

Ceux originaires de Tessin sont, les uns, semblables aux précédents, les autres, semblables aux exemplaires de la région

méditerranéenne, dont nous avons déjà parlé. (Pl. V, l. 8 à 12).

A signaler en outre :

14 exemplaires de Bicocca, Sicile, et de Tanger, qui paraissent être des *viridis*, assez pigmentées et 2 exemplaires, l'un de Grenade (Espagne) et l'autre du Sénégal, qui paraissent plus ou moins conformes au type *glauca* de LINNÉ.

France méridionale.

Nous arrivons maintenant à la France méridionale.

Dans cette même année 1907 où furent entreprises les recherches que je viens de relater, M. CHATTON, de l'Institut Pasteur, avait bien voulu m'envoyer vivantes, à diverses reprises, une certaine quantité de Notonectes provenant de Banyuls-sur-mer. Il s'y trouvait un grand nombre d'individus formant une série ininterrompue de passages entre la forme que l'on appelait *marmorea* et la forme *furcata :* ils étaient semblables à ceux de la région méditerranéenne que nous avons rencontrés dans les collections (Pl. V. l. 8 à 10).

Rappelons que, dans toute la zone septentrionale que nous venons de parcourir, nous n'avons rencontré aucun passage entre *marmorea* et *furcata*. Les exemplaires les plus tachés de *glauca* ne le sont pas plus que celui représenté Pl. V, l. 1, c. 2, lequel a été choisi entre tous comme présentant le plus grand nombre de taches et lequel d'ailleurs est, *en réalité, sensiblement moins pigmenté qu'il le paraît d'après la figure, qui est empâtée.*

De plus, dans toute cette zone, le nombre des individus plus ou moins tachés (Pl. V, l. 1. c. 2 à 8) *est toujours très faible* relativement à ceux qui ne présentent qu'une bordure de taches à la marge, que ce soit *furcata* ou *glauca* qui domine dans la station considérée.

Si c'est *glauca* qui domine ou existe seule, le nombre des individus semblables aux types de LINNÉ ou très voisins (Pl. V, lignes 2 à 6), l'emporte de beaucoup, tant sur le nombre de ceux qui présentent des taches sur le corium et le clavus (Pl. V, ligne 1, c. 1 à 8, que sur le nombre de ceux qui n'ont, même à la marge, que peu ou pas de taches (Pl. V, ligne 7, colonnes 5 à 8).

Si c'est *furcata,* elles sont toutes très voisines du type de FABRICIUS, que représente, à peu près, l'exemplaire de la Pl. IV,

ligne 1, nº 1. L'élytre de la Pl. V, l. 1, c. 1 est également une élytre de *furcata* typique [1]. Quelques-unes, ici et là, ont souvent, à peine perceptible, une légère tache plus ou moins visible dans le prolongement de la bande flave du corium, mais elles sont toujours l'exception et n'atteignent pas 10 % dans le Calvados même, où elles sont relativement abondantes et où, sur 1.400 exemplaires, ont été rencontrés ceux de la Pl. V, ligne 19, dont nous reparlerons plus loin (p. 444).

Comparaison des formes septentrionales et méridionales: Morphologie.

Nous pouvons essayer de présenter en deux tableaux comparatifs, l'ensemble des exemplaires correspondant plus ou moins aux formes *glauca*, *furcata* et intermédiaires, dont nous avons constaté la présence, d'une part dans la région septentrionale de l'Europe centrale, tableau A, d'autre part dans la région méridionale, tableau B.

Nous donnerons la cote α à la pigmentation du clavus, du corium et de la zone opaque de la membrane (v. fig. p. 386) et la cote β à celle de la marge. Nous laisserons de côté la partie claire de la membrane et l'angle interne, afin de ne pas compliquer inutilement ces tableaux.

La cote α 0 β 0 correspondra à l'absence de pigmentation.

La cote α 10 β 10 correspondra à une pigmentation complète, sauf les deux bandes flaves typiques de *furcata* (la région plus méridionale, où ces bandes elles-mêmes commencent à être plus ou moins pigmentées, n'étant pas considérée).

Les cotes α 0 à α 10 et β 0 à β 10 correspondront aux pigmentations intermédiaires.

Chaque tableau comprendra trois colonnes, l'une, α, donnant le nombre des exemplaires cotés d'après la pigmentation du clavus, du corium et de la membrane seulement, l'autre, β, d'après la pigmentation de la marge seulement, la troisième, αβ, d'après les deux pigmentations réunies.

---

[1] Il faut remarquer que l'élytre *furcata* Pl. V, l. 1, c. 1 appartient à un mâle, tandis que la voisine c. 2 appartient à une femelle et que dans chaque forme la taille de la moyenne des mâles est inférieure à celle de la moyenne des femelles. Au point de vue de la taille il faut donc comparer l'exemplaire mâle de *furcata* ligne 1, colonne 1 avec un exemplaire mâle de *glauca*, par exemple ligne 1, colonne 3.

Tableau A.

Cotes	Nombres α	Nombres β	Nombres αβ
α 0 β 0		1	1
— β 1		9	9
— β 2		50	50
— β 3		80	80
— β 4			120
— β 5	430		170
α 1 β 4 à 5	120		120
α 2 —	80		80
α 3 —	60		60
α 4 —	50	600	50
α 5 β 5 à 6	10	10	10
α 6 β 6	0	0	0
α 7 β 7	0	0	0
α 8 β 8	0	0	0
α 9 β 9	0	0	0
α 9 β 10	50	0	50
α 10 β 10	200	250	200
	1.000	1.000	1.000

Tableau B.

Cotes	Nombres α	Nombres β	Nombres αβ
α 0 β 0	200		200
α 1 —	125		125
α 2 —	100	425	100
α 3 β 0 à 1	80	80	80
α 4 β 1 à 2	50	50	50
α 5 β 2 à 3		35	35
— β 3 à 4	60	25	25
α 6 β 4 à 5		30	30
— β 5 à 6	70		40
α 7 β 5 à 6		80	40
— β 6 à 7	75		35
α 8 β 6 à 7		75	40
— β 7 à 8	80		40
α 9 β 7 à 8		75	35
— β 8 à 9	80	45	45
α 10 β 9 à 10 ..		40	40
— β 10	80	40	40
	1.000	1.000	1.000

Ce qui ressort au premier examen de ces tableaux, c'est d'abord l'hiatus qui existe, dans le tableau A, entre les cotes 6 à 9, alors que la cote 10 y est représentée par un chiffre élevé. C'est ensuite l'inégalité considérable, dans les deux régions considérées, de la corrélation qui existe entre la pigmentation de la marge β et celle du clavus et du corium α.

Pour ce dernier motif, il m'a paru qu'une représentation graphique de la variation de la pigmentation ne pourrait donner de résultats comparables, au moins dans un plan, car il faudrait recourir à trois variables (encore y en aurait-il plus de trois, si nous n'avions laissé de côté la zone transparente de la membrane et l'angle interne.)

Alors même que la répartition de la pigmentation ne serait pas opposée à une telle représentation je ne croirais pas encore être en droit d'y recourir. Quoique ces tableaux aient été établis le second d'après plus de 3.000 et le premier d'après plus de 20.000 exemplaires de nombreuses provenances diverses, ces chiffres ne paraissent pas suffisants, précisément parce que les provenances sont très diverses et que, ne le seraient-elles pas, les proportions varient plus

ou moins d'une station à une autre. Ce que j'ai dit, au cours de la relation des captures, relativement à la répartition des Notonectes, et les remarques faites à propos de statistiques de Drosophiles (note de la page 396), me semblent établir la nécessité d'une grande réserve.

De plus, comme on peut le remarquer en jetant un simple coup d'œil sur la planche V, la répartition de la pigmentation qui paraît, à certains égards, caractéristique de certaines zones et même de certaines stations, varie considérablement dans chacune d'elle suivant les individus. Ici le clavus et le corium ont quelques petites taches tandis que l'angle interne est immaculé, là, c'est l'inverse ; ici la zone opaque de la membrane est tachée, là elle ne l'est pas ; ici se trouve une bordure de taches à la marge et pas ailleurs, là c'est le contraire, etc., etc.. D'une région à l'autre, et dans la même région, ces caractères s'enchevêtrent et il serait nécessaire de pouvoir faire, en nombre suffisant, des observations sur la descendance, pour en comprendre la valeur, comme en général celle de tous les caractères que l'on prend pour base d'une méthode statistique.

Les recherches que j'ai entreprises dans cet ordre d'idées m'ont donné quelques indications, à l'aide desquelles j'ai pu d'ailleurs ne pas établir sur des données arbitraires les deux tableaux en question, mais ce ne sont que des indications, faute d'avoir pu obtenir un nombre suffisant de descendants.

Quoi qu'il en soit, il me paraît pouvoir être conclu avec certitude des deux tableaux précédents, étant donnés les chiffres respectifs des cotes 6, 7 et 8, qui sont 0 d'un côté et plusieurs centaines de l'autre, que, dans la région septentrionale, il existe un hiatus, qui n'existe pas dans la région méridionale, entre les deux formes que les taxinomistes ont désigné, dans ces deux régions, comme glauca *et* furcata.

Les principales questions qui me paraissaient se poser étaient les suivantes :

Dans quelle mesure les formes différentes de coloration et de pigmentation sont-elles héréditaires ou dépendantes des conditions actuelles ?

Existe-t-il d'autres caractères, morphologiques ou non, qui en soient corrélatifs ?

Quels sont et quels pourraient être les rapports entre les diverses formes géographiques?

La *furcata* du nord est-elle la même que celle du midi et n'en diffère-t-elle que par la taille?

La *glauca* du midi est-elle la même que celle du nord et n'en diffère-t-elle que par la coloration et la pigmentation?

Si oui, pourquoi cette série ininterrompue de formes de passage entre *glauca* et *furcata,* dans le midi, et pourquoi, dans le nord, cet hiatus entre *furcata* et la *glauca* cotée 5, correspondant à peu près à la forme que certains systématiciens déterminent *marmorea.*

Y a-t-il lieu, au point de vue taxinomique, de conserver, en rectifiant l'erreur initiale de FABRICIUS, une désignation particulière à cette *glauca*, cote 5, qui paraît être, dans la région septentrionale, l'aboutissant de la série *glauca,* cotes 0 à 5?

Comparaison des formes septentrionales et méridionales: Ethologie, expérimentation.

Nous allons passer en revue les diverses observations et expériences que j'ai faites en vue de répondre à ces diverses questions.

Le premier envoi de Banyuls que me fit M. CHATTON, à la date du 31 mai 1907, ne comprenait que des larves de 5me mue et beaucoup étaient mortes par suite de la présence de Corises et de Dytiscides. Les survivantes commencèrent à donner des adultes vers le 15 juin. D'autres envois me furent faits les 4 et 17 juillet; ce dernier comprenait:

1 larve à la 3e mue,
18 larves à la 4e mue,
100 larves à la 5me mue.
30 adultes.

ceci à titre d'indication approximative, car les captures étaient de stations différentes et comprenaient des *maculata.*

Toutes ces Notonectes, sauf quelques *maculata*, moururent avant le mois de novembre; la principale cause en fut probablement que la température du local où elles furent placées s'éleva à diverses reprises à plus de 30° et que l'aération fut insuffisante, eu égard à la température. Les dernières survivantes furent ou des *furcata* ou des *glauca*, les intermédiaires ayant succombé les premières. Cette observation est à retenir car, l'année suivante, dans des conditions où une partie purent être conservées à l'état vivant, les intermédiaires se montrèrent encore cette fois moins résistantes. Il est à remarquer aussi que les Notonectes des mêmes formes, provenant

des environs de Paris, se montrèrent plus résistantes dans les mêmes conditions que celles de Banyuls. Seules, les *maculata* se comportèrent de même, quelle que fut leur provenance, et montrèrent une résistance très supérieure à celle des précédentes.

Par suite de l'insuccès de mes élevages et de l'impossibilité où je fus de me procurer d'autres Notonectes de Banyuls cette année-là [1] je pus seulement observer que, ni morphologiquement, ni anatomiquement, les *glauca* et *furcata* de Banyuls ne paraissaient différer de celles de notre région, autrement que par la coloration, la pigmentation ou la taille. Plus tard, j'ai cru remarquer certaines différences dans l'armature génitale, en particulier chez les femelles, dans la forme des lèvres de la vulve qui constituent la tarière, mais ce point est encore à l'étude.

Les ovaires étaient à peine développés lorsque les femelles moururent, mais les réceptacles séminaux qui, chez toutes les Notonectes que j'ai pu observer sont développés un mois ou deux avant que les ovaires ne contiennent des ovules prêts à être fécondés, étaient tout à fait semblables à ceux des formes de notre région. Il en est de même des testicules qui sont complètement formés bien avant que les ovules ne soient mûrs ; ils n'ont présenté aucune différence, non plus que les glandes annexes, hormis bien entendu celle de l'époque de la maturité.

Dès le mois de décembre 1907, j'entrepris de nouveau les essais d'accouplement qui ne m'avaient pas réussi l'année précédente, même entre individus de la même forme. Je parle en ce moment de *glauca* et de *furcata* car, dès octobre, j'avais pu obtenir des accouplements de *maculata* d'une provenance quelconque.

Je n'obtins jamais les accouplements de *glauca*, de *furcata* ou de *viridis* avec la même facilité que ceux de *maculata*, mais cependant, lorsque j'avais affaire à des individus, soit provenant de pontes faites au laboratoire, soit recueillis à l'état de larves et isolés, il était rare qu'un mâle et une femelle de même forme, mis en présence *à une température convenable*, ne s'accouplassent pas, souvent en quelques secondes. Le résultat des accouplements était aisé à constater, si l'on ne tenait pas à garder la femelle, par

---

[1] M. Chatton eut bien l'obligeance d'en chercher d'autres, mais celles qu'il captura furent des *glauca* plus ou moins tachées, semblables à celles de notre région ; elles ne provenaient pas de la même station, qui s'était desséchée.

l'examen du réceptacle séminal [1]. Lorsque les accouplements ne réussissaient pas entre individus de même forme, ou bien l'un d'eux mourait dans un délai de quelques jours ou bien la femelle montrait, à la dissection, des organes sexuels insuffisamment développés.

De décembre 1907 à juin 1908 je fis à diverses reprises des essais d'accouplement entre *glauca* et *furcata*. Les uns furent faits en mettant ensemble mâles et femelles vierges, par couples : ils ne donnèrent aucun résultat, quoique les mêmes mâles ou les mêmes femelles s'accouplassent avec ceux de leur forme, sous la réserve des cas qui viennent d'être exposés. Les autres furent faits d'une façon analogue à celle qui a été exposée pour *N. viridis* (p. 401). Les résultats furent également négatifs, même entre des individus qui s'accouplaient en quelques secondes avec ceux de leur forme.

Les *glauca* cote 5 étant, comme nous l'avons vu, relativement rares dans la région septentrionale, je n'eus à ma disposition que deux femelles vierges de cette forme. Elles ne s'accouplèrent pas avec *furcata*, mais s'accouplèrent, l'une en 20 secondes avec un mâle *glauca* 4, l'autre plus difficilement avec un mâle *glauca* 1 et seulement après avoir été mise, d'abord successivement, puis en même temps, avec une dizaine de mâles. Les accouplements furent féconds, mais je ne pus pas élever les larves jusqu'à l'adulte.

Descendance chez *GLAUCA* et *FURCATA*.

Entre les *glauca*, cotes 1, 2 et 3, j'obtins des accouplements sans difficulté, mais les déchets parurent d'autant plus nombreux dans les élevages que les parents différaient plus par la pigmentation. A la Pl. V, se trouvent les élytres droites de :

ligne 23, colonne 1	—	mâle *glauca*	cote	3
—	2 —	femelle	—	2
— —	3 —	mâle	—	2 à 3, descendant.

à peu près intermédiaire entre celles des parents,

ligne 23, colonne 4	—	mâle *glauca*	cote	1
— —	5 —	femelle	—	1
— —	6 —	—	—	1 descendant.
— —	7 —	mâle	—	1 d°

ces deux dernières plus claires et moins tachées que celles des parents,

[1] Pour toutes les questions relatives aux accouplements, je renvoie à mon prochain mémoire.

ligne 25, colonne 2 — mâle *glauca* cote 1
— — 3 — femelle — 1
— — 4 — mâle — 1 descendant.

le descendant est ici, par contre, à peu près de même coloration que les parents, mais les taches de la marge forment une bordure presque continue, tandis que les parents, semblables aux types de Linné, présentent une bordure de taches distinctes ; de plus la zone opaque de la membrane est bordée de pigment chez le descendant, tandis qu'elle ne l'est chez aucun des deux parents.

De pères inconnus ou douteux, j'eus encore de diverses provenances septentrionales 14 descendants adultes qui furent tous plus ou moins semblables à leurs mères. Les *furcata* de pères connus n'arrivèrent pas jusqu'à l'adulte, mais j'en eus 7 de père inconnu, qui furent bien semblables à la mère (Pl. V, ligne 25, colonnes 5 = la mère, 6 et 7 = les descendants). On peut voir en outre, ligne 22, colonnes 2 à 7, six *furcata* normales descendant d'une femelle à bandes anormales, colonne 1, et d'un père inconnu.

Je ne pus malheureusement suivre plus loin la descendance et ces résultats ne constituent qu'une simple indication.

Désireux de me rendre compte de la façon dont se comportaient les formes méridionales et de les comparer aux nôtres, je recueillis un grand nombre de larves de 4e et de 5e mue de notre région et gardai les adultes que j'en obtins isolés comme ceux de mes élevages. Je pus leur faire passer l'été dans de bonnes conditions, en mettant dans un courant d'eau de Seine les bocaux où ils se trouvaient. En novembre je me rendis dans le midi afin d'y étudier sur place et d'en rapporter des Notonectes. Je vais relater ces recherches avant d'exposer les résultats des observations comparatives faites au laboratoire.

Toulouse. Les captures faites à Toulouse vers le 10 novembre 1908 furent intéressantes grâce au concours que MM. Roule, Audigé et autres voulurent bien me prêter. Nous avons exploré, dans un rayon d'une dizaine de kilomètres autour de la ville, à peu près toutes les pièces d'eau susceptibles de renfermer des Notonectes, le long de la Garonne et du canal du Midi. *Maculata* a été rencontrée en grande quantité dans un petit ruisseau, d'eau assez courante, au milieu de prairies près du château du Mirail. Dans des parties communiquant avec ce ruisseau en amont, mais dont l'eau était stagnante, se

trouvaient *glauca* et *furcata*. Une larve, à la 5e mue, fut trouvée dans le ruisseau ; elle est tout à fait exceptionnelle et difficile à comprendre.

Dans les étangs du parc du château de l'Espinet, le long du canal du Midi, se rencontrèrent, *glauca*, *furcata* et *viridis*, celle-ci en petit nombre ; *maculata*, n'y était pas représentée. L'eau de ces étangs est stagnante, les Notonectes n'y furent trouvées que dans les parties où il y avait des plantes aquatiques.

Toutes les glauca, furcata *et intermédiaires étaient conformes à celles que nous allons retrouver à Banyuls.* Nulle part je ne trouvai de série comprenant la forme du nord, semblable aux types de LINNÉ.

Banyuls et Rosas.

A Banyuls [1], la région est entièrement différente de celle de Toulouse. Nous n'avons plus ici de large vallée comme celle de la Garonne, ni de nombreuses stations propices aux Notonectes, constituées, soit par des dérivations du fleuve, soit par les eaux de pluie, mares, étangs, fossés de toutes dimensions et de tous régimes. Nous avons seulement des torrents dévalant de la montagne, avec quelques rares bassins artificiels établis en vue de l'irrigation.

Lorsque j'arrivai à Banyuls, des pluies considérables avaient produit une inondation qui n'était pas terminée. Sauf la passerelle de la ville, toutes celles en amont avaient été enlevées par la violence des eaux, et le passage à gué était encore impossible.

Il en était de même à Rosas, en Espagne, où je me rendis vers le 20 novembre. Ici, les torrents avant de se jeter à la mer s'étendent dans un immense estuaire marécageux. Au nord de cet estuaire, au pied de la montagne, se trouve la ville de Rosas, avec sa vieille citadelle démantelée, dans les fossés de laquelle pénètre une dérivation d'un torrent dévalant directement de la montagne et se jetant à la mer en face de la citadelle.

J'ai pêché, dans toute cette région, en plus de 60 stations différentes, de Perpignan à Figueiras en Espagne, soit le long de la mer, soit dans la montagne, partout ou des barrages, naturels ou artificiels, constituaient, dans le lit des torrents, de petites cuvettes où le courant était moins rapide, et voici ce que j'ai trouvé :

Partout *maculata* aussi bien au bord de la mer, dans l'estuaire

---

[1] L'accueil que je reçus au Laboratoire Arago et les indications qui m'y furent données me permirent de mener à bien les recherches entreprises dans cette région.

de Rosas, que dans ses autres parties accessibles, aussi bien dans le bas que dans le haut des torrents, dévalant du col de Banyuls vers la France ou l'Espagne. Dès qu'il y avait un barage quelconque, *maculata* se trouvait en plus ou moins grande quantité, d'autant plus que la cuvette ainsi formée était plus tranquille. Dans plusieurs bassins artificiels de quelques mètres cubes, alimentés par des sources provenant de la canalisation souterraine des eaux de pluie, notamment derrière les casernements de la Tour de Madeloc, j'ai encore trouvé *maculata* et *maculata* seule. En deux stations seulement j'ai rencontré *glauca, furcata* et les intermédiaires, ainsi que quelques *viridis,* à l'exclusion cette fois de *maculata*. Ces deux stations sont les fossés de la citadelle de Rosas et la mare de Reig à Banyuls.

Les fossés de la citadelle de Rosas en font le tour mais il y a très peu d'eau, laquelle est souvent limitée à un petit ruisseau que l'on peut aisément franchir ; il y a partout une végétation intense de plantes aquatiques ou non. Sur toute la longueur des fossés, soit 4 à 500 mètres, j'ai trouvé des Hydrophiles en abondance, des Dytiscides et diverses Hydrocorises, avec de nombreuses larves de Libellules, de Phryganes et autres, mais je n'y ai trouvé les Notonectes que sur une longueur de 20 mètres, dans la partie la plus profonde et la plus ombragée. Elles y étaient en abondance et, la disposition de ces fossés n'ayant permis de les explorer à fond, je suis certain qu'il n'y en avait pas ou extrêmement peu ailleurs, car je n'en ai pris on vu que là.

La mare de Reig est un réservoir artificiel, qui peut contenir un millier de mètres cubes. Elle se trouve à une centaine de mètres au dessus du niveau de la mer et est alimentée par un ruisseau, descendant de la montagne, dans lequel il n'y a d'eau que lorsqu'il pleut. La végétation y est peu développée, mais j'y trouvai cependant, dans les parties les moins profondes, quelques plantes aquatiques propices à la ponte des Notonectes. C'est dans ces parties que je pris, en grand nombre, avec quelques *viridis,* à l'exclusion de *maculata* celles dont provient la série qui figure à la planche V, lignes 8 à 12.

Ces faits sont à retenir et nous serviront à comprendre la dissémination et la répartition de ces diverses formes.

Région méditerranéenne occidentale.

Avant de revenir aux observations que j'ai pu faire au laboratoire et de relater celles que me permirent les Notonectes rapportées du midi, passons rapidement en revue les provenances plus méridionales.

Le Musée de Gênes a bien voulu m'adresser sa collection. Elle est riche surtout en Notonectes de Sardaigne et de Tunisie. Ces exemplaires sont très voisins de ceux que nous venons de rencontrer dans le midi de la France ; cependant, il commence à apparaître une forme spéciale de *furcata* qui paraît même dominer en Tunisie, autant qu'il est permis de s'en faire une idée avec le nombre toujours trop restreint d'exemplaires que l'on trouve dans les collections. C'est une *furcata* qui n'a plus qu'une seule bande flave, celle du clavus. La même se rencontre en Italie, *avec tous les passages à la* furcata *typique*.

De Naples, M. Monticelli voulut bien m'adresser des Notonectes ; les larves avaient une avance de deux mois sur celles de la région de Paris.

Les *maculata* d'Espagne, d'Italie et d'Afrique sont en général semblables aux nôtres, mais on en trouve quelques échantillons peu ou point tachées et toutes celles du Portugal, que j'ai pu voir jusqu'ici, sont uniformément flaves, sans aucune tache, rappelant la coloration des *glauca* de Banyuls. Par la teinte jaune caractéristique des tergites et la forme des derniers sternites, elles sont d'ailleurs tout à fait semblables aux nôtres. J'ai déjà signalé la forme de Madère qui, elle, en diffère par la coloration des tergites.

Enfin des *viridis*, ou présumées telles, se rencontrent en provenance de toute la région méditerranéenne ; elles sont seulement plus pigmentées que celles de notre région, se rapprochant de l'exemplaire figuré à la pl. V, ligne 18, colonne 8.

On se rend compte, au fur et à mesure que l'on s'écarte d'une région, que les formes qui s'y trouvent changent d'aspect et diffèrent par des caractères qui paraissent, à l'observateur, plus ou moins importants. La difficulté n'est pas tant de les reconnaître que de les interpréter. Encore paraît-il indispensable, pour l'essayer, de ne pas s'être limité à l'examen d'exemplaires conservés à sec, dont on ignore tout de la morphologie interne, et de faire autant que possible des observations sur le vivant. C'est ce que nous allons faire en comparant les formes du nord et du midi que nous avons pu réunir au laboratoire, à Paris.

Il nous restera à relater ce que nous avons pu constater dans la direction de l'est où malheureusement il ne m'a pas été possible de

me procurer des exemplaires vivants des formes de plus en plus différentes que l'on y rencontre.

Amixie régionale entre *GLAUCA* et *FURCATA*.

A la fin de novembre 1908, je rapportai du midi trois cents Notonectes, provenant de Toulouse, Banyuls et Rosas. J'avais au laboratoire, à cette époque, environ la même quantité de Notonectes provenant du Pas-de-Calais, du Calvados et des environs de Paris.

Une des premières observations que je fis fut que la moitié des femelles mortes pendant le voyage, que je disséquai, avaient des spermatozoides dans le réceptacle séminal, alors que celles de notre région, en captivité ou non, n'en avaient pas encore, *maculata* exceptée, comme nous l'avons vu plus haut. Cette constatation est en harmonie avec les différentes observations que nous avons pu faire et je l'avais prévue, mais il m'avait été impossible d'aller à Banyuls plus tôt. Elle ne m'empêchait pas d'entreprendre mes essais d'accouplement, d'une part, parce que les femelles septentrionales avaient été isolées dès l'état larvaire et, d'autre part, parce qu'en suivant les pontes des femelles méridionales (les premières eurent lieu dès le début de décembre), je pus constater quelles étaient les femelles qui avaient été ou non fécondées. Je ne me serais pas contenté de cette preuve, qui n'est pas infaillible, s'il s'était agi de suivre cette descendance, mais, pour les accouplements que je voulais tenter, elle était très suffisante.

En janvier, les *glauca* et *furcata* de notre région commencèrent à leur tour à s'accoupler et, en février, je pus les considérer comme étant toutes aptes à la reproduction, l'accouplement ayant lieu en quelques secondes lorsque je mettais ensemble un mâle et une femelle de même forme. Il me restait alors une centaine de Notonectes de provenance méridionale, les deux tiers étant mortes, à l'exception des *maculata*, qui avaient survécu presques toutes (et que je ne compte pas dans ce chiffre).

Il faut remarquer aussi que le déchet avait porté surtout sur les formes intermédiaires, dont il restait cependant une vingtaine, et que la ponte des survivantes n'était ni abondante ni régulière comme l'était celle des *maculata* ou celle des *glauca* que je capturais au début de la période de reproduction. Je devais donc, en faisant mes essais, considérer que l'état des individus utilisés devait être, en cas de résultat négatif, doublement contrôlé, l'insuccès d'une tentative d'accouplement pouvant être attribué à cette circonstance.

En fait, je n'obtins, plus ou moins facilement, que neuf accouplements de femelles de Banyuls sur les 45 essayés, soit pour la raison précitée, soit parce qu'elles n'étaient pas vierges (ce qui était le cas de 26 d'entre elles) soit pour toute autre raison. Ces accouplements furent tout à fait significatifs, en voici la relation (les renvois à la planche signifient ressemblance et non identité) :

1° Une femelle *glauca* de Banyuls (Pl. V, l. 12, c. 8) s'accoupla en quelques secondes avec un mâle *furcata* d'élevage provenant du Calvados (l. 25, c. 7). L'accouplement dura de 6 à 15 heures. Les œufs pondus depuis se développèrent, alors que 14 œufs précédemment pondus ne se développèrent pas.

2° Un mâle *glauca* de Banyuls, de même forme que la précédente, s'accoupla avec une femelle vierge *glauca*, provenant d'Ablon, près Paris. Le mâle avait été mis avec dix femelles de la même provenance et de même forme (Pl. V, l. 4 et 5). La femelle mourut peu après, il y avait des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal.

3° Une femelle considérée vierge de Banyuls s'accoupla au bout de sept heures avec un mâle *furcata* d'élevage, provenant du Calvados. Elle correspondait à celle de la Pl. V, l. 10, c. 1. L'accouplement dura 3 heures, il n'y eut pas de développement des œufs pondus et, ayant disséqué la femelle un mois après, je ne trouvai pas de spermatozoïdes.

4° et 5° Deux mâles de Banyuls (l. 12, c. 8) s'accouplèrent, l'un en une demi-heure, l'autre en une heure, avec deux femelles vierges de Meudon (l. 1. c. 4 et 5) mais l'accouplement ne dura que peu de temps.

6°, 7°, 8° et 9° : 14 mâles et femelles de Banyuls avec lesquels divers essais isolés n'avaient pas réussi, furent mis avec 18 mâles et femelles de Meudon. Il y eut bien quelques essais d'accouplement entre les Notonectes du nord et celles du midi, mais finalement tous les individus septentrionaux, à l'exception de trois [1], s'accouplèrent entre eux tandis que ceux de Banyuls se trouvèrent, après trois heures, dans l'état suivant :

mâle, l. 8, c. 1 avec femelle l. 9, c. 8.
mâle, l. 9, c. 3 avec femelle l. 11, c. 2.
mâle, l. 12, c. 4 avec femelle l. 11, c. 2.
mâle, l. 12, c. 8 avec femelle l. 12, c. 7.

---

[1] Dont deux moururent peu après et dont le troisième, une femelle, n'était pas mûre.

les autres ne s'accouplèrent pas et moururent dans un délai de quelques jours. Une de celles-ci avait des spermatozoïdes dans son réceptable séminal ; les premiers œufs pondus ne s'étaient pas développés, mais les suivants se développèrent, ce qui montre le bien fondé de notre réserve de tout à l'heure.

Que pouvons-nous conclure de ces accouplements ?

Evidemment d'abord que les essais n'ont pas porté sur un nombre suffisant pour donner des renseignements définitifs sur la faculté d'amphimixie des diverses formes considérées, en ce sens qu'il reste à voir, en particulier, ce qu'aurait été et ce que serait devenue la descendance dans le cas où la fécondation a été effective et suivie de développement. Je ne l'ai pas fait, non que les larves issues de l'accouplement n° 1 n'aient pas été viables, mais parce que les élevages normaux demandent tant de soins et laissent tant de déchets qu'il me paraissait impossible de mener ceux-ci à bien.

Mais il n'en reste pas moins acquis qu'une forme quelconque de Banyuls paraît susceptible de s'accoupler avec une forme quelconque de notre région et qu'à Banyuls les diverses formes s'accouplent entre elles, tandis que, dans notre région, il n'y a pas accouplement entre furcata *et* glauca, *que celle-ci soit plus ou moins tachée.* Les accouplements 1° et 3° sont à rapprocher des essais relatés page 425.

D'autre part il semble que, lorsque les diverses formes se trouvent en présence, les accouplements se font de préférence entre individus de la même forme ou de formes très voisines. Je n'avais malheureusement pas à ma disposition un nombre suffisant de *furcata* pour me rendre compte si l'amphimixie se faisait indifféremment entre celles du nord et celles du midi, quand on en mettait un certain nombre en présence.

Retenons ces faits et aussi celui que, si j'ai obtenu des accouplements de mâles de *furcata* de notre région avec des femelles pigmentées ou non de Banyuls, les essais que je fis d'accoupler des femelles *furcata* de notre région avec des mâles de Banyuls, pigmentés ou non, ne réussirent pas. Le fait que les mâles de notre région ont une taille moyenne voisine de celle des femelles de Banyuls, tandis que la taille moyenne des femelles de notre région est sensiblement supérieure à celle des mâles de Banyuls (comparer Pl. V. femelles l. 22, c. 1. et l. 25, c. 5 avec mâles l. 8, c. 4 et l. 9, c. 6) est en harmonie avec cette constatation dont nous compren-

drons mieux la signification, lorsque nous aurons étudié le mécanisme de la copulation, ce que je ferai dans un prochain mémoire.

Est de l'Europe.

Nous allons maintenant passer à la région de l'est, Pologne, Autriche et au delà ; nous y trouverons des faits analogues à ceux que nous venons de constater relativement à *glauca* et à *furcata*.

Ainsi que je l'ai déjà dit, mes captures personnelles n'ont pas pas dépassé Prague et Vienne, mais j'ai reçu des lots importants de diverses régions de la Hongrie et de la Galicie de l'Est. En outre, sans parler de ce que j'ai pu voir ici et là dans les collections, M. Jan Tur voulut bien me récolter des Notonectes à Varsovie, M. Montandon m'en envoyer de Roumanie et M. Alexeieff en rapporter de Crimée.

Les lignes 13 à 16 de la Pl. V sont constituées par une série d'élytres de Notonectes provenant de la Galicie. Celles de la ligne 17 proviennent de Hongrie et comblent l'hiatus existant, pour un œil exercé, entre les colonnes 5 et 6 de la ligne 14.

Planche IV, ligne 5, la Notonecte de droite est un individu du lot provenant de Galicie, les suivantes de la même ligne proviennent, en allant vers la gauche, de Damas, de Syrie et d'Erzeroum.

Comparaison des formes occidentales et orientales.

Les exemplaires de la Pl. V, l. 13, sont évidemment semblables à ceux que Fieber avait sous les yeux lorsqu'il donna sa description *personnelle* de *N. glauca* L., dont il a été question à propos de la systématique. Ils sont très voisins de certaines de nos *glauca*, mais ils sont tous pâles, tandis que les nôtres ne le sont qu'exceptionnellement. Ces Notonectes sont, comme les nôtres, plus ou moins tachées et, quand nous arrivons à l'équivalent, pour la pigmentation, de notre *glauca*, cote 5 (Pl. V, l. 1, c. 2), nous trouvons une nouvelle forme, dont la taille moyenne est plus petite et qui est caractérisée par une tache fauve sur la partie opaque de la membrane, débordant plus ou moins sur le corium. Il y a, en Galicie, dans notre lot du moins, un hiatus (l. 14, c. 5 et 6) qui n'existe pas dans le lot de Hongrie (l. 17, c. 1 à 4) mais, par contre, il y en a d'autres dans celui-ci, et ces hiatus paraissent tenir à l'insuffisance de la quantité.

Dans ces deux lots, on remarquera que l'on peut passer par l'intermédiaire d'exemplaires plus ou moins pigmentés de la forme pâle à la forme fauve, mais il est impossible de trouver des exemplaires formant le passage entre la forme pâle non pigmentée et la forme fauve également non pigmentée dont les extrêmes

ressemblent singulièrement aux formes fauves non pigmentées de Banyuls (comparer l. 12, c. 7 et l. 17, c. 8).

Mais ce qui est le plus remarquable et que nous devons retenir est que, plus nous allons vers l'est, plus les exemplaires à plage fauve l'emportent sur les exemplaires uniformément pâles. En même temps, la répartition, tant de la coloration foncière que de la pigmentation, évolue et nous aboutissons à l'exemplaire de la Pl. IV, ligne 5, 1°, originaire d'Erzeroum, qui paraît plus ou moins caractéristique des formes pigmentées d'Asie mineure.

Le nombre des exemplaires que j'ai reçus de ces régions ne me permet pas de donner la proportion sur 1.000, comme j'ai pu le faire précédemment. Pour fixer les idées, je donnerai les chiffres exacts de deux lots de Galicie et de Soroksar en Hongrie dont les élytres ont été étalées et figurent en partie à la Pl. V. Comme la proportion des diverses formes diffère fort peu pour les deux lots et que le nombre des exemplaires est insuffisant pour faire ressortir, avec quelque chance d'exactitude, des différences de cet ordre, nous les réunissons.

Comme on le remarquera sur la planche et comme cela s'est produit pour les tableaux précédents des formes du nord et du midi de la France, les cotes 0 à 5 ne sont pas superposables dans les deux séries, par suite de la répartition différente du pigment.

Nous ne distinguerons pas cependant, cette fois, la pigmentation de la marge de celle du reste de l'élytre, notre tableau étant destiné à faire ressortir le passage de la forme pâle à celle qui est tachée de flave, ou inversement. Les cotes 0 à 10 correspondent donc ici aux cotes αβ 0 à 10 des tableaux de la page 421.

Série tachée de flave		Intermédiaires	Série pale	
cote 0.....	— 2 —	— 0 —	cote 0.....	— 0 —
— 1.....	— 4 —	— 0 —	— 1.....	—150 —
— 2.....	— 8 —	— 0 —	— 2.....	— 30 —
— 3.....	— 9 —	— 0 —	— 3.....	— 7 —
— 4.....	— 12 —	— 0 —	— 4.....	— 4 —
— 5.....	— 10 —	— 2 —	—	— 2 —
— 6.....	— 6 —	— 1 —	—	— 0 —
— 7.....	— 4 —	— 1 —	—	— 0 —
— 8.....	— 1 —	— 0 —	—	— 0 —
— 9.....	— 0 —	— 0 —	—	— 0 —
— 10.....	— 0 —	— 0 —	—	— 0 —

Ce qui frappe tout d'abord dans ce tableau, c'est que les intermédiaires, entre la série pâle et celle tachée de flave ne se rencontrent qu'entre les cotes 5 et 7, c'est ensuite que la série pâle ne présente pas d'exemplaires correspondant aux cotes supérieures à 5. Quoique la tache flave soit de moins en moins visible au fur et à mesure que la pigmentation s'accentue, il semble bien, quoique je n'ai pu observer ces Notonectes à l'état vivant, que tous les exemplaires pigmentés appartiennent à la série flave. Cela résulte non seulement de la coloration mais de la taille, qui est, pour toute cette série, inférieure en moyenne à celle de la série pâle. Une troisième remarque est que dans ce lot, pas plus que dans aucun de ceux que je possède ou que j'ai pu voir en provenance de ces régions et de celles situées plus à l'est, je n'ai trouvé d'exemplaires correspondant à la cote 10.

C'est un fait à retenir, quoique nous sachions combien il convient d'être réservé sur les conclusions à tirer de telles observations, lorsqu'elles portent, comme dans le cas présent, sur un nombre de stations notoirement insuffisant relativement à l'étendue de la zone considérée.

On conçoit que des faits analogues à ceux que nous avons observés en comparant à l'état vivant les Notonectes du nord et celles du midi de la France seraient à rechercher dans cette région. Faute d'avoir pu le faire, nous nous contenterons de cette observation morphologique, dont nous reprendrons la discussion lorsque, exposant le résumé de nos connaissances relativement à l'habitat de N. *glauca* et des formes qui lui sont reliées, nous chercherons à les comprendre.

Je possède encore quelques centaines d'individus, provenant des environs de Buda-Pest, mais leurs élytres n'ont pas été étalées et il est difficile de distinguer avec précision la forme tachée de flave de la forme pâle. Elles ont été conservées pour l'étude de l'anatomie comparée des deux formes, la solution dans laquelle elles se trouvent permettant de les disséquer, dans de bonnes conditions, des années après la capture. Il semble y avoir une différence dans la forme du réceptacle séminal qui serait corrélative de la coloration, mais mon examen a porté sur un nombre trop restreint d'individus pour que je puisse être affirmatif sur ce point. Ce qui me paraît ne pas être douteux, c'est qu'il y ait des différences d'un ordre supérieur à celui des variations individuelles.

Autant que j'ai pu m'en rendre compte, le pourcentage des exemplaires tachés de flave et celui des exemplaires pigmentés de l'une ou de l'autre forme diffère peu de celui du tableau précédent mais, dans la série pâle, les chiffres correspondant aux cotes 1 et 2, devraient passer de *150 et 30 à 1 ou 2 et 3 ou 4.*

Soroksar étant également dans les environs de Budapest, on voit combien nous avons raison d'être réservés sur la statistique, quand elle ne peut être établie que sur quelques centaines d'exemplaires.

Les Notonectes des environs de Varsovie sont toutes des *glauca*, cotés 1 à 5, semblables aux nôtres.

Celles que je possède de Roumanie sont semblables à celles de Galicie ou de Soroksar (Hongrie); elles appartiennent, partie à la forme à tache fauve, partie à la forme pâle.

Les 12 exemplaires de Crimée sont à diviser en deux lots: dix forment une série très voisine de celle de la ligne 17 (Pl. V), deux semblent être des *viridis*, mais elles ont un faciès qui les rapproche de certains individus de la série précédente. Il est regrettable que je n'aie pu avoir un plus grand nombre d'exemplaires de cette région conservés dans la solution appropriée. On peut supposer, en effet, que *viridis* s'y rattache à *glauca*, pour autant qu'il convient de donner encore les appellations de *viridis* et de *glauca* à ces formes orientales.

Une hypothèse également probable, sinon davantage, est que la forme à tache fauve, dont le centre de l'habitat paraît être la partie orientale de la Méditerranée, est à la forme pâle d'Autriche et de Roumanie, ce que la forme chaude de Banyuls, dont le centre de l'habitat paraît être la partie occidentale de la Méditerranée, est à notre *glauca* du nord.

Le seule morphologie externe et même interne est incapable de nous faire comprendre la signification exacte de ces formes et il faudrait, avant tout, se rendre compte dans quelle mesure elles sont héréditaires et indépendantes des conditions actuelles du milieu.

Suppression de *MARMOREA*.

Ce que nous pouvons cependant affirmer maintenant avec certitude c'est que, en aucun point des régions dont il vient d'être question, il n'y a lieu de maintenir la coupure que les taxinomistes ont faite sous le nom de *marmorea* et dont il a été question à diverses reprises (Pl. IV, ligne 1, 2°). En effet;

Ou bien, comme à Banyuls, tous les passages existent entre la forme sans pigment et celle qui est tout à fait pigmentée (ligne 12, c. 8, et ligne 8, c. 1) et, comme *glauca* cote 5, c'est à dire *marmorea* des auteurs (ligne 10, colonne 3?, ou 4?, ou 5?) ne se rencontre pas en plus grand nombre que les autres, au contraire, elle n'a aucune raison d'être distinguée de l'une quelconque de celles-ci, cotées 6, 7, 8, 9, ou 4, 3, 2, 1. Cela d'autant moins qu'elle s'accouple couramment avec ses voisines et que la cote 5 n'est pas héréditaire, soit du fait des croisements, soit pour toute autre cause.

Ou bien la série des formes plus ou moins pigmentées va, comme dans notre région, de 0 à 5 (avec un hiatus de 5 à 10). Dans ce cas il semblerait, et c'est l'avis des taxinomistes, que la forme 5 doit être distinguée et recevoir une appellation spéciale *comme forme extrême*. Cependant comme, en réalité, toutes les fois que cette forme de *glauca* est *limite*, le nombre de ses représentants ne dépasse pas 1 %, et que tout se passe comme si la courbe qui représenterait le nombre des représentants des *glauca* 0 à 5, en ces stations, tendait rapidement vers 0, lorsque la cote passe de 1 à 5, il me semble que ce serait aller à l'encontre de la réalité que de choisir, pour lui donner un nom, précisément la forme dont le nombre des exemplaires est le moindre. D'après le critérium des taxinomistes, si, sur un million d'exemplaires, il s'en trouvait *un* répondant à la cote 6, ce serait à lui qu'il faudrait donner l'appellation réservée à la forme extrême. Cela n'aurait pas grand inconvénient si nous n'avions et ne désirions pouvoir conserver l'habitude de considérer que, lorsqu'une forme a été décrite sous le nom d'espèce, de variété ou tout autre, elle correspond à quelque chose. Or j'avoue être incapable de comprendre ce que pourrait être une *N. marmorea*, qui ne serait représentée ici ou là, suivant les cas, que par des *glauca*, cotes 3, 4 ou 5, lesquelles seraient les descendants *les plus pigmentés* d'un même couple, qui pourrait avoir également produit d'ailleurs des *glauca* typiques.

Cette question, définitivement tranchée, termine l'exposé des recherches et observations que j'ai pu faire dans la nature et de celles que j'ai entreprises au laboratoire en connexion étroite avec les premières. Il me resterait à relater celles des observations de laboratoire, qui ne l'ont pas encore été ou auxquelles il a été seulement fait allusion jusqu'ici.

Quelques indications devraient être données tout d'abord sur les procédés d'élevage et la façon dont se sont comportées les différentes formes.

Nous aurions été naturellement amenés à examiner leurs réactions aux variations de conditions, que j'ai cherché à réaliser, notamment de la température.

Les observations biologiques, en particulier celles faites sur le processus et les conditions des accouplements, auraient été données ensuite lorsque nous aurions eu étudié la morphologie interne, surtout celle des organes sexuels, qui aide à les comprendre.

L'espoir que j'ai de pouvoir compléter cet exposé prochainement par celui des différences que j'ai constatées dans les organes sexuels et surtout dans l'armature génitale des diverses formes, m'engage à le remettre à plus tard.

Avant de présenter les conclusions qui me paraissent pouvoir être tirées de ce mémoire, quelque incomplet qu'il soit, il est bon que nous fassions un résumé de la répartition, dans leurs divers habitats, des formes que nous avons appris à reconnaître.

IV

RÉSUMÉ DE LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES DIVERSES FORMES. CONCLUSIONS RELATIVES AUX NOTONECTES.

1° *N. lutea.* Nous n'avons pu reconnaître que la frontière occidentale de l'habitat de cette forme, sur laquelle nous devrons être très réservés. Cette frontière paraît être la Hollande, le Hanovre, l'Alsace, la chaîne du Jura puis, vers le sud, les Alpes. Au sud-est nous n'avons pas un nombre suffisant d'observations pour en poursuivre la délimitation ; quant à l'est et au nord, il semble que *lutea* s'étend jusqu'aux confins de la Sibérie.

Les caractères biologiques, morphologiques et anatomiques qui distinguent *lutea* des autres Notonectes européennes, en particulier la forme des œufs, celle du réceptacle séminal et celle de l'élytre, paraissent la séparer nettement de celles-ci, qui se ressemblent plus entre elles, à tous égards, que *lutea* ne leur ressemble.

De l'habitat général de *lutea* et de ce que, dans le sud-ouest, elle ne se rencontre que dans les parties relativement froides, on doit conclure que c'est une forme septentrionale. A-t-elle été produite par

le froid ou plus exactement par le ralentissement considérable du développement que le froid occasionne ? Le fait que, non seulement des différences considérables de coloration, mais encore des différences morphologiques [1] sont produites par des conditions différentes de température, permet de le supposer. Nous avons vu que les Notonectes albines provenant de Sardaigne, d'Algérie et du Maroc ne sont en réalité que des immatures. Mais il existe des Notonectides albines dans les régions tropicales, par exemple *Enithares triangularis* GUER. à Trichonopoly (Indes méridionales).

Si *lutea* résulte de la transformation d'une autre forme sous l'action de la température, la question se pose de savoir si cette transformation s'effectue encore au moment actuel. Il semble bien que cela n'ait pas lieu en Europe, mais nous ne connaissons encore rien des formes de l'Asie centrale et le peu que nous savons de celles du Japon, de la Chine orientale et de l'Inde ne nous donne à cet égard aucune indication.

2° *N. maculata*. Les données que nous possédons sur cette forme sont plus satisfaisantes.

Les caractères morphologiques, anatomiques et biologiques qui la distinguent ont été brièvement exposés au cours de ce mémoire. Il semble bien qu'il y ait également des différences cytologiques et je reviendrai sur tous ces caractères au cours d'un prochain travail.

La limite septentrionale de son habitat paraît être le sud de l'Angleterre, le nord de la France et le Danemark ; il ne semble pas qu'elle se rencontre en Russie ni en Asie mineure, mais on la trouve en Égypte, en Algérie et au Maroc où elle paraît être la même que dans nos régions, du moins morphologiquement. Dans toute la partie septentrionale de la région méditerranéenne, *maculata* paraît, sous tous les rapports, être identique à celle de notre région.

Sa pigmentation est très variable mais elle l'est chez les descendants d'un même couple, quoiqu'il y ait entre eux un certain *air de famille*. La symétrie de la pigmentation entre les deux élytres n'est pas complète et parfois elle est presque nulle (Pl. V, I. 22 et 23, c. 8). Un certain nombre d'exemplaires de descendance connue figurent

---

[1] Chez *Drosophila confusa*, dans des élevages poursuivis au cour de l'hiver dernier, a apparu une nervure supplémentaire qui a disparu avec l'élévation de la température. Chez *Drosophila ampelophila* LŒW, qui n'avait pas varié l'hiver, j'ai obtenu une nervure supplémentaire à 30°.

à la Pl. V, mais la reproduction n'a malheureusement pas été assez fine pour faire ressortir nettement ce qui précède. Le lecteur peut cependant utilement s'y reporter avec le concours de la légende.

La forme non pigmentée du Portugal n'est, morphologiquement du moins, que l'aboutissant de certaines séries que l'on rencontre, ici et là, dans la région plus septentrionale. Il en est de même en Afrique du nord, où l'on trouve des exemplaires pigmentés et d'autres non pigmentés, avec tous les passages intermédiaires. Le nombre des exemplaires non pigmentés paraît aller en augmentant vers le sud-ouest.

Il semble bien que ces faits soient analogues à ceux que nous avons observés pour *glauca* et *furcata*.

Aux Açores se rencontre une forme qui se distingue, non seulement par la pigmentation des élytres, mais, comme nous l'avons vu, par celle des tergites, et dont les derniers sternites paraissent intermédiaires entre ceux des *maculata* et ceux des *glauca* de notre région.

On conçoit que des observations biologiques seraient nécessaires pour comprendre les rapports de ces formes, mais l'impression de l'observateur qui a débuté par la région de *N. maculata* Fabr. est que les autres sont des modifications de celle-ci. Une étude plus approfondie montrera peut-être dans quelle mesure cette impression est subjective ; elle ne repose en réalité que sur un argument de quelque valeur, c'est sa grande dispersion. Nous ne nous arrêterons pas à ces probabilités.

Ce dont on peut être presque certain c'est que *N. maculata* Fabr. et les formes qui s'y rattachent, auxquelles je laisse à d'autres le soin de donner des noms, s'ils le jugent utile, forment un groupe qui, non seulement morphologiquement mais encore phylogénétiquement, est bien distinct, dans les régions considérées du moins, des autres formes qui s'y rencontrent.

Il semble bien aussi, quelle que soit l'origine de *maculata*, que la région méditerranéenne est son centre de dissémination. Elle paraît avoir tendance à s'étendre vers le nord et l'on peut même se demander pourquoi elle n'est pas la forme dominante des Notonectes dans le Nord de l'Europe comme elle l'est dans le midi. Je ne puis donner ici le résumé des nombreuses constatations que j'ai faites au cours de mes élevages et qui feront l'objet d'un prochain mémoire ; il me suffira de dire que dans toutes les conditions, aux plus hautes

comme aux plus basses températures, avec la plus grande comme avec la plus faible aération, dans l'eau la plus stagnante et dans celle la plus renouvelée, avec abondance ou avec disette de nourriture, c'est toujours *maculata* qui s'est montrée la plus résistante et la plus féconde. Ces faits et tous ceux qui ont été relatés au cours de ce mémoire, notamment à Blonay en Suisse et dans la région de Banyuls, montrent que c'est surtout dans le mode particulier de ponte de *maculata* qu'il faut chercher la réponse à la question précédente comme aussi l'explication des localisations d'habitat qui ont été observées. Le fait que *maculata*, tout en résistant au froid, paraît rechercher la chaleur et en particulier la chaleur solaire, ce que ne font pas les autres formes, est également à retenir.

Rappelons que *maculata* ne pond pas ses œufs comme les autres, en les insérant dans les tiges des plantes aquatiques, mais en les collant à un support quelconque, généralement à la face inférieure. Ces œufs brunissent vers le premier quart de leur développement et cette coloration, qui les confond plus ou moins avec leur support, constitue, avec une coque un peu plus résistante, les moyens de protection qui compensent celui des œufs des autres formes.

On comprend aisément que celles-ci ne puissent se reproduire là où il n'y a pas de plantes aquatiques, non qu'elles n'y pondent pas mais les œufs tombent au fond où ils constituent, par leur coloration claire, une proie facile, à moins qu'ils ne s'envasent, auquel cas ils sont également perdus.

Il semblerait, par contre, que *maculata* peut se développer aussi bien là où il y a des plantes aquatiques que là où il n'y en a pas. La présence d'autres formes ne doit pas la gêner, puisqu'elle se développe avant elles. Cela est certainement vrai relativement aux Notonectes, considérées isolément, mais il est très compréhensible que, dans certaines stations, la protection constituée par le brunissement des œufs soit infiniment moins efficace que celle offerte par l'insertion de ceux-ci, aux trois quarts, dans les plantes aquatiques. Cela peut dépendre de la nature de leurs ennemis, cela peut dépendre aussi de celle des stations. Dans les lits de torrents ce sera, par exemple, dans des creux de rochers que les pontes de *maculata* seront effectuées dans les meilleures conditions ; les cours d'eau du nord de la France n'offrent généralement pas d'abris de cette nature.

N'oublions pas d'autre part que *maculata* paraissant, lorsqu'elle repose à fleur d'eau, rechercher, au contraire des autres formes, les

parties ensoleillées, tendra à quitter les parties à l'ombre, que cette ombre provienne de la végétation terrestre ou de la végétation aquatique. Elle se trouvera ainsi plus exposée à ses ennemis que les autres, mais paraît, par contre, comme nous l'avons vu, plus mobile que celles-ci. Tout cela se tient et se comprend sans difficulté par la survivance des plus aptes, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir la notion douteuse de l'hérédité d'une habitude acquise mais bien celle, partout constatée, de variations individuelles, lesquelles sont presque toujours produites par des facteurs autres que celui qui opère la sélection.

Quant au vol, son influence est autre. Il paraît n'avoir lieu, comme nous l'avons vu, que lorsque la température de l'eau dépasse 20 degrés. Cela ne se produit généralement pas dans les eaux courantes de la région septentrionale. Cependant *maculata* peut être entraînée, par exemple après une crue, en bordure des eaux courantes où la température peut déterminer le vol. Celles qui retomberont dans le courant y resteront, sauf nouvelle cause analogue; celles qui tomberont dans des mares auront de nouveau tendance à s'envoler. Les pontes, qui auront pu y être effectuées, se trouveront dans les conditions relativement défectueuses exposées plus haut. *Maculata* se trouve ainsi ramenée plus ou moins rapidement dans les cours d'eau. En fait, le Rhin et la Seine paraissent bien être, comme nous l'avons vu, des voies de pénétration de *maculata*.

Quelque probables que puissent paraître les hypothèses précédentes, ces questions demanderaient, pour être résolues avec certitude, à être suivies systématiquement dans un certain nombre de stations.

3° *N. glauca, N. furcata,* et intermédiaires.

N. glauca L., comme nous l'avons vu, se rencontre dans tout le nord de l'Europe; la limite méridionale de son habitat serait une ligne passant par Bordeaux, Lyon, les Alpes et la Bohême. Dans toute cette région elle est accompagnée, en petit nombre, d'individus qui en diffèrent plus ou moins, soit par une pigmentation plus considérable de l'élytre et de la marge, soit par une moindre pigmentation de la marge allant rarement jusqu'à l'absence totale.

N. furcata Fabr. s'y rencontre en abondance, de taille moyenne plus grande que *N. glauca* et il ne semble pas qu'il y ait entre elles d'attraction sexuelle.

Dans cette région, cela ressort avec évidence du tableau A (p. 421) et de l'ensemble de nos observations, la conception de *N. glauca* L. doit être élargie et s'étendre de α0♀0 à α5♀5 ou α5♀6, le maximum étant en α0♀5, type de LINNÉ (nous avons laissé de côté *marmorea*).

Dans cette même région, *N. furcata* FABR. correspond à une forme morphologiquement et physiologiquement bien tranchée.

Pour un collectionneur de cette région, ces deux catégories sont donc complètement et absolument valables et il n'hésitera pas à en faire deux espèces, comme l'ont fait MÜLLER et FABRICIUS.

Lorsque nous franchissons la frontière méridionale de leur habitat, nous nous trouvons, à l'ouest, en présence d'autres formes qui ont avec les précédentes une étroite parenté. Elles sont susceptibles d'amphimixie mais, quoique cohabitant dans la zone frontière, elles ne paraissent pas en réalité s'accoupler entre elles, l'accouplement ayant lieu de préférence, dans la nature, entre individus de même forme.

Un fait, à première vue paradoxal, est que α10♀10 (*furcata*) septentrionale, qui ne s'accouple pas avec α0♀0 de la même région, s'accouple avec α0♀0 méridionale, qui elle-même s'accouple avec α0♀0 septentrionale. Nous avons vu qu'il n'était pas indispensable d'être fixés sur les différences héréditaires de l'armature génitale, l'attraction ou la non attraction sexuelle étant pratiquement plus importante.

La *glauca* méridionale a son maximum en α0♀0, elle s'étend graduellement ensuite jusqu'à α10♀10, sans interruption, quoique avec un certain minimum vers α5♀2-3. *Furcata* n'est plus isolée ici et n'a pas non plus, comme quantité relative, l'importance qu'elle avait dans le nord.

Toutes les probabilités sont que ces diverses formes proviennent par fixation de variations individuelles, d'une seule et même forme peu ou pas pigmentée, très voisine de la *glauca* méridionale, sinon identique [1].

Il s'est trouvé que certaines des variations individuelles étaient plus adéquates aux conditions septentrionales, c'est ce que M. CUÉNOT, improprement à mon avis, appelle : adaptation antérieure au milieu. En réalité, dans un milieu donné, les variations qui ne sont pas

---

[1] Il m'a paru, mais cela demanderait à être étudié plus à fond, que la pigmentation était en rapport avec le plus ou moins grand développement des tubes de Malpighi.

adaptatives disparaissent par la mort des individus qui en sont porteurs et seules persistent celles qui le sont. L'adaptation n'est donc jamais que postérieure au milieu. Quant aux variations, elles sont toujours et forcément, comme l'a fait si bien comprendre Le Dantec, la résultante de ce qu'était l'être avant la variation et du milieu.

Dès que, pour une cause ou pour une autre, en l'espèce probablement par suite de l'odeur, corrélative de la pigmentation, la tendance à l'amixie commence à se produire, les divergences ne peuvent que s'accentuer et elles le font, toutes choses égales d'ailleurs, en rapport direct avec elle. En fait, toutes choses ne sont jamais égales d'ailleurs.

Nous avons constaté que les formes voisines de α5β5 étaient moins résistantes, cela suffit à faire comprendre le minimum du tableau B et le vide du tableau A. Le vide de A n'est pas, il est vrai, tout à fait au même point que le minimum de B, mais les conditions différentes du milieu et l'évolution déjà différenciée des formes septentrionales en rendent compte aisément.

A paraît bien être l'aboutissant de B et tout se passe comme si nous étions en présence de deux tableaux, non établis à la même époque dans deux régions différentes, mais établis, à deux époques différentes, dans une même région dont les conditions auraient varié.

N'est-ce pas d'ailleurs absolument comparable ?

Que dirons-nous après cela des formes *glauca* plus ou moins pigmentées et tachées de flave de l'Europe orientale ? Il est évident qu'elles correspondent à des phénomènes analogues, que nous pourrions seulement beaucoup moins préciser, n'ayant pu les étudier à l'état vivant. Ne faisons donc pas d'hypothèses inutiles et laissons à des recherches ultérieures le soin de les débrouiller.

Il en est de même des variations présentées ici et là et plus ou moins répandues, dont nous avons signalé les principales en leur temps.

Rappelons les *furcata* d'Italie et de l'Afrique du nord, aux bandes flaves de plus en plus pigmentées suivant que l'on va vers le sud. Ce ne parait pas être un état d'équilibre différent d'une même forme, mais bien une variation, forcément en rapport avec le milieu, qui prendra ou non le dessus suivant la corrélation de cette morphologie avec l'éthologie.

Nous en dirons autant de la variation présentée par *furcata* dans le Calvados et que certains ne manqueraient pas d'interpréter

comme un passage ou un retour à *glauca*. Les quantités relatives, la descendance et la comparaison avec les exemplaires des autres parties de la zone septentrionale montrent qu'il s'agit d'une variation de *furcata* possible dans toute cette zone, qui apparaît davantage en Calvados pour une cause inconnue. Elle y prendra le dessus si elle est en corrélation avec d'autres caractères qui, dans la région et au moment considérés, rendent cette forme plus résistante. En tout cas, si cette variation aboutit à une forme plus ou moins voisine de *glauca* ce ne peut plus être exactement *glauca*. L'atavisme n'est pas une force latente qui tire les êtres en arrière, c'est uniquement le fait de leur parenté et de la ressemblance de leur constitution physico-chimique. En fait, les exemplaires dépigmentés de la Pl. V l. 19, c. 2 à 7 ne ressemblent nullement aux exemplaires pigmentés de *glauca* l. 1 ou l. 10, et ce que nous avons dit de l'amixie entre *glauca* et *furcata* dans cette région les sépare encore plus.

Si dans le cas de *glauca* et de *furcata*, qui ont constitué le centre de nos recherches, nous pouvons comprendre à peu près leurs rapports, on conçoit cependant combien il serait désirable que, pour ces formes elles-mêmes, les recherches soient poursuivies systématiquement. Elles confirmeraient ou infirmeraient en partie ce qui précède, peu importe, mais elles permettraient de saisir sur le vif l'évolution d'une forme et de substituer de plus en plus des faits précis aux hypothèses plus ou moins plausibles, sur lesquelles on raisonne encore à notre époque en matière d'évolution.

4° *N. Viridis.*

Cette forme est, nous l'avons vu, répandue un peu partout. Les Notonectes qui la représentent, dans le nord et le midi de la France, se sont montrées semblables à tous égards et nettement différentes des autres formes. L'aspect général de celles des autres régions permet de supposer qu'il en est de même pour elles. C'est en Crimée seulement que nous avons trouvé des exemplaires qui paraissent plus ou moins intermédiaires entre une *viridis* à tache flave et une *glauca* également à tache flave. Comme nous ne les connaissons que par leur morphologie, il est préférable de ne pas faire d'hypothèses à leur sujet.

Dans notre région, *viridis* s'est montrée très peu résistante. A l'inverse de *maculata*, il n'est pas une condition qui paraisse lui

être favorable. Ajoutons que sa fécondité étant moindre, ses œufs éclosant les derniers, ses larves étant plus petites et se nourrissant difficilement, elle se trouve, vis-à-vis des autres formes, en état manifeste d'infériorité. Je ne l'ai trouvée qu'une fois, en grande quantité, à l'exclusion des autres formes, et elle a complétement disparu de cette station par un accident brusque ; partout ailleurs elle n'a été rencontrée qu'en nombre relativement restreint et la proportion de ses représentants, quand j'ai pu la suivre pendant plusieurs années, a toujours été en diminuant, quand elle n'a pas été réduite à 0.

Existe-t-il un centre de dissémination de *viridis*, qui resterait à découvrir et comblerait les vides qui se produisent certainement parmi celles existant, à notre époque, dans notre région ?

Si oui, il semble bien qu'il faudrait le chercher en Afrique, quoique ce que nous avons vu des Notonectes du nord de l'Afrique ne le rende pas probable. Quand aux *viridis* (?) de Crimée, il ne paraît pas qu'elles puissent être l'origine *actuelle* de celles de notre région.

Ne faut-il pas plutôt penser que *viridis* apparaît un peu partout, par mutation brusque de *glauca* ? C'est l'hypothèse la plus plausible dans l'état actuel de nos connaissances. Elle seule permet de concevoir sans difficulté la présence en petite quantité, partout, à côté de *glauca*, d'une forme qui nulle part ne paraît apte à la lutte pour la vie.

Sans doute les *viridis* que nous avons pu faire reproduire nous ont donné des *viridis* et les *glauca* des *glauca*, mais les résultats des élevages ont été en nombre trop minime pour qu'ils infirment en quoi que ce soit cette hypothèse ; nous sommes seulement certains que la forme *viridis* est bien héréditaire.

En résumé, nous en sommes réduits pour *viridis* à des conjectures et voici encore une question pour laquelle des recherches systématiques, entreprises dans un certain nombre de stations, seraient nécessaires et très probablement fructueuses, si elles étaient faites en quantité suffisante et avec une installation appropriée.

Résumé systématique

De ce résumé de nos connaissances sur la distribution géographique des Notonectes de notre région et sur leurs rapports il résulte évidemment que :

N. lutea Muller,

N. maculata Fabricius,

N. glauca Linné, *N. furcata* Fabricius et leurs intermédiaires.

N. viridis n. sp.,

et les formes qui s'y rattachent dans les divers habitats, constituent quatre catégories valables de classification, lesquelles peuvent servir utilement de base à l'étude des Notonectes à un point de vue quelconque.

Il me paraît inutile de modifier la taxinomie ancienne autrement que je l'ai fait par la suppression de *N. marmorea,* la création de *N. viridis* et l'extension de la diagnose de *N. glauca* L. aux exemplaires plus et à ceux moins pigmentés de la région septentrionale.

Si une appellation nouvelle, hors le cas de formes nouvelles suffisamment distinctes dans des régions encore inexplorées (1), est uniquement basée sur la morphologie plus ou moins différente d'un nombre plus ou moins restreint d'exemplaires, elle ne peut qu'encombrer inutilement la systématique. Dans la grande majorité des cas elle ne correspond pas à la réalité et doit être modifiée lors des recherches ultérieures, qu'elle gêne au lieu de les faciliter.

Si au contraire l'ensemble des connaissances que l'on possède sur une forme permet de la situer plus ou moins exactement vis-à-vis de celles qui se rencontrent dans la même région ou dans les régions voisines, ces indications sont suffisantes pour la reconnaître et en poursuivre l'étude ; une appellation ne pourrait rien y ajouter, au contraire.

Dans notre cas, par exemple, il me semble que nous nous faisons bien mieux comprendre en employant les termes *glauca* ou *furcata* méridionales qu'en donnant à l'une d'elles (et à laquelle) le nom de *Banyulensis* ou autre. Cela nous force à les décrire et à les

(1) Il est par exemple légitime que l'on ait donné des dénominations spéciales, malgré leur ressemblance entre elles (*kyrkaldii* et *chinensis*) et malgré la ressemblance de certaines aux nôtres (*triguttata* et *furcata*) aux Notonectes qui figurent à la dernière ligne de la Planche IV, qui sont originaires du Thibet, du Japon, du Yun-Nan et du Kiang-Si et qui diffèrent un peu, autant qu'on peut en juger sur des exemplaires à sec, notamment par la coloration ou par la forme de la hanche, les unes faisant d'ailleurs le passage, relativement à ce caractère, entre les autres et les nôtres. Mais on a déjà commencé à faire, d'après des exemplaires de collections, des coupures dans ces espèces, coupures sur lesquelles les auteurs ne sont déjà plus d'accord et qui ne le sont très probablement pas elles-mêmes avec la réalité. Si les premières dénominations pouvaient être la base des études ultérieures, les suivantes, établies dans de telles conditions, ne peuvent que les gêner, car il faudra les débrouiller et ce sera plus difficile que de comprendre la nature elle-même. Cela a été, comme on l'a vu, mon cas pour *marmorea*.

désigner par leur provenance exacte, sans omettre les formes intermédiaires ni aucun des éléments susceptibles de les faire comprendre.

La création de *N. viridis* au contraire se justifie parce qu'elle se rencontre, un peu partout, semblable à elle-même et différente des autres, non seulement morphologiquement, mais surtout physiologiquement et biologiquement.

Par contre, si ce que nous avons vu des *glauca* à taches flave qui se rencontrent en allant vers l'est, plus ou moins semblables ou plus ou moins différentes suivant qu'on les compare à *N. glauca* L. ou à elles-mêmes, nous en donne une notion suffisante, que serait une dénomination? Ou bien elle prétendrait les comprendre toutes, et serait forcément imprécise et très probablement fausse, puisqu'elles diffèrent en allant de l'Autriche à l'Asie mineure, ou bien elle serait limitée à l'une d'elle et, dans ce cas, comment délimiter *cette une* et que faire des autres?

C'est seulement après avoir fait pour ces formes ce que nous avons entrepris pour celles du nord et du midi de la France que nous pourrions en établir la classification raisonnée et faire, s'il y a lieu, des catégories. Jusqu'alors, il est incontestablement préférable de se contenter de les décrire, avec indication précise de leur provenance, comme se rapprochant plus de *N. glauca* L. que des autres formes connues.

Et maintenant, il me paraît, et sans doute il paraîtra à mes lecteurs, sans objet de chercher à préciser quelles sont, parmi les formes de Notonectes que nous avons étudiées, celles dont il convient de faire des espèces ou des sous-espèces et celles auxquelles il faudrait laisser réserver l'appellation de variétés. Si quelques-uns cependant avaient encore des doutes à cet égard, j'espère les dissiper en m'appuyant non seulement sur les résultats incomplets de ce travail, mais aussi sur ceux de quelques autres entrepris récemment dans le même ordre d'idées de la variation.

De la notion d'espèce.

Si certains systématiciens sont réputés comme doués du sens de l'espèce, il n'en est aucun qui puisse en donner une définition précise et tous les critères que l'on en a proposés se montrent inexacts dans certains cas.

Pratiquement la conception de l'espèce est très variable suivant son objet : l'espèce botanique est comprise tout autrement que la zoologique, celle des vertébrés est elle-même toute différente de celle des insectes et, parmi ceux-ci, les hémiptères et les lépidoptères seront différemment traités. En fait, la conception pratique de l'espèce est devenue de plus en plus étroite au fur et à mesure que les recherches morphologiques ont été poussées plus loin dans un groupe donné.

J'ai sous les yeux un travail de Karl Jordan sur l'opposition entre la variation géographique et la variation non géographique. L'auteur y expose éloquemment la nécessité de ne plus baser la systématique sur la pure morphologie, mais sur la parenté, et il déclare que seuls l'élevage et l'étude comparée à tous les points de vue, depuis l'œuf jusqu'à l'adulte, permettent de tirer celle-ci au clair. Je suis absolument d'accord avec lui, mais j'avoue ne pas comprendre le triple critérium de l'espèce qu'il donne dans ce mémoire (p. 159) : « Das Kriterium des Begriffs Species (= Art) ist daher ein dreifaches, und jeder einzelne Punkt ist der Prüfung zugänglich : Eine Art hat gewisse Körpermerkmale, erzeugt keine den Individuen andrer Arten gleiche Nachkommen und verschmilzt nicht mit andern Arten. »

En admettant que l'on s'entende universellement pour admettre ce triple critérium arbitraire, il est de nombreux cas où l'on serait dans l'impossibilité de savoir si, oui ou non, il est applicable à une forme donnée.

Une forme peut ne pas se fondre avec une autre, ne pas produire d'individus semblables à ceux de cette autre et cependant ne pas présenter avec cette autre des différences morphologiques certaines. C'est le cas de *N. viridis*. A-t-elle toujours avec *N. glauca* des différences morphologiques certaines ? C'est affaire d'appréciation.

Une forme peut avoir avec une autre des différences morphologiques certaines, ne pas produire d'individus semblables à ceux de l'autre et se croiser ou non avec cet autre, se fondre ou non avec cette autre suivant les habitats. C'est le cas de *N. glauca* et de *N. furcata* dans le nord et dans le midi.

Il ne me semble pas d'ailleurs que *verschmelzen*, que je traduis par *se fondre*, soit un critérium bien précis, alors même que s'y ajouterait dans l'esprit de l'auteur une conception de *croisement*

qui, dans la nature, présente toute une série de passages entre le positif et le négatif.

Quoi qu'il en soit, après avoir établi ce critérium arbitraire, Karl Jordan en conclut (p. 202) que seules les variétés qui diffèrent par les organes de la reproduction peuvent donner naissance à de nouvelles espèces, car, d'après lui (p. 173), lorsque la copulation est impossible ou difficile entre variétés de colorations différentes, cela ne peut avoir d'influence sur la production d'espèces *différant par les organes de la copulation.*

Nous voyons ici comment le choix arbitraire d'un critérium arbitraire amène à des conclusions arbitraires. Il me paraît, quoiqu'en dise K. Jordan, que l'amixie, complète ou non entre deux formes, qu'il y ait ou non des différences dans les organes de la copulation, celle qui existe par exemple entre *furcata* et *glauca* dans le nord, est cause que les différences entre ces deux formes ne peuvent que s'accentuer ultérieurement, car elles ne peuvent plus être contrebalancées par l'amphimixie, et les facteurs externes agiront différemment chez des êtres déjà différents. Parmi ces modifications ultérieures peuvent apparaître les différences dans les organes de l'accouplement, lesquelles feront de ces deux formes des espèces différentes, au sens de Karl Jordan.

Une interprétation analogue me paraît devoir être donnée d'une constatation très intéressante que cet auteur a faite au cours de son travail, où il a observé avec le plus grand soin un grand nombre de Sphingides (698 espèces sur les 772 connues en 1903), c'est que les différences dans les organes de la copulation ne seraient pas parallèles à celles de la coloration et ne seraient pas géographiques. Le polymorphisme des ailes n'est pas accompagné du polymorphisme des organes de la copulation.

Cette observation est à rapprocher de celle du même genre que Jean Pérez a faite chez *Bombus*.

Quant à moi, j'ai constaté chez *Notonecta*, à côté de différences *individuelles*, parfois considérables, dans la forme de certaines parties, des différences qui m'ont paru corrélatives de la coloration. Il ne faut pas oublier que celle-ci, la pigmentation surtout, est un produit d'excrétion, dont la quantité m'a paru être en rapport avec le plus ou moins grand développement des tubes de Malpighi. Les rapports de la coloration avec la constitution physico-chimique d'un être vivant sont aussi intimes que ceux d'une partie quelconque du

corps. Il ne me semble pas que l'on puisse hiérarchiser d'une façon générale la valeur taxinomique des caractères ; ce qui est vrai dans un cas ne l'est plus dans l'autre. Le seul critérium valable, je ne dirai pas d'espèces mais de catégories différentes, est celui de la descendance, et chez les Sphingides, comme chez les Bourdons, comme chez les Notonectes, des catégories différentes pourront avoir même coloration et des armatures génitales différentes, ou inversement, on même ne pas différer par ces caractères morphologiques. La principale difficulté est toujours de distinguer les variations individuelles de celles qui sont caractéristiques de formes et, parmi celles-ci, celles qui sont produites uniquement par des facteurs actuels de celles qui sont héréditaires.

Nous avons vu que la classification des Notonectes nous aurait conduit à des résultats tout différents de ceux obtenus par les procédés que K. Jordan préconise comme moi, si elle avait été faite d'après la pure morphologie d'insectes de collections. Or je ne suppose pas qu'il ait pu élever et comparer les 698 espèces dont il nous entretient, sans préjudice des variétés. Il ne nous donne même pas dans son mémoire les bases de la systématique qu'il a suivie ; je ne lui en fais pas un reproche, car cela l'eût entraîné fort loin, mais, lorsqu'on se reporte aux diagnoses des auteurs les plus récents, on constate qu'elles sont faites absolument comme si, ayant, dans une collection, les 30.000 Notonectes de la zone palæarctique que je possède ou que j'ai pu examiner (encore s'agirait-il dans ce cas, sinon d'un plus grand nombre, du moins d'une zone plus étendue) on en entreprenait la classification en faisant des coupures de plus en plus étroites, le plus souvent d'après la seule coloration. Notre seule *N. glauca* pourrait ainsi se diviser en un grand nombre d'espèces, de sous-espèces, de variétés ou de races, d'après la répartition des taches à l'angle interne, au clavus, à la bordure de la membrane, etc. et nous avons vu que cela ne correspondrait à aucune réalité.

De toutes les observations que nous avons faites, comme de celles mêmes de K. Jordan, il ne semble pas résulter que son critérium soit de nature à sortir d'embarras ceux qui s'obstinent à donner à l'espèce une valeur objective, mais au contraire qu'il n'y a aucune différence fondamentale entre l'espèce et la variété. Il nous apparaîtra seulement très certain, comme à lui, qu'une bonne classification doit être basée sur la parenté et que seule l'étude de la

descendance peut nous permettre de l'établir, quand il s'agit de différences qui ne dépassent pas l'ordre des différences individuelles.

Un autre travail récent sur la variation, qui me paraît susceptible de nous aider à comprendre la question de l'espèce, est celui de L. Fage : « Étude de la variation chez le Rouget ».

L'auteur nous présente un exposé très net et très documenté de la répartition géographique et des rapports de *Mullus barbatus* L. et de *Mullus surmuletus* L. qui, depuis Linné, ont été considérés tantôt comme formant deux espèces distinctes, tantôt comme appartenant à une seule et même espèce.

En Méditerranée, il constate que les deux existent avec tous les intermédiaires et que, tous les jeunes ayant la forme *M. surmuletus*, qui est une forme pélagique, la forme des adultes *M. barbatus* a été déterminée par adaptation à la vie sur les fonds vaseux du large.

Dans l'Océan et la Mer du Nord, il ne trouve que *M. surmuletus*, mais son éthologie est différente de celle de *M. surmuletus* méditerranéen et, en rapport avec elle, il est plutôt intermédiaire entre celui-ci et *M. barbatus*.

Je n'ai pas trouvé dans ce mémoire d'indications permettant de comprendre dans quelle mesure ces caractères sont héréditaires et fixés ou, au contraire, dépendent des conditions actuelles du milieu. On conçoit que des recherches de cet ordre seraient particulièrement difficiles sur des poissons de mer, mais il est nécessaire de dire, qu'à leur défaut, la signification exacte de ces formes reste hypothétique.

L'auteur paraît cependant admettre que ces diverses formes ne sont pas héréditaires, au moins dans la Méditerranée, et concevoir que ceux des jeunes Rougets qui restent dans les rochers littoraux conservent la forme *surmuletus*, tandis que ceux qui gagnent les fonds vaseux du large prennent la forme *barbatus* (p. 436). Quant au *M. surmuletus* septentrional, il paraît admettre que sa différenciation n'est plus actuelle, au moins dans une certaine mesure (p. 439).

Relativement à la systématique, il conclut que, dans ces conditions, l'espèce type du genre devient *M. barbatus* L., dont la diagnose doit avoir un sens large, se confondant actuellement avec celle du genre, et il ajoute :

« On arrive à une définition de *M. barbatus* que résume le tableau
» suivant:

» *Mullus barbatus* L. { forma typica / var. *surmuletus* L. } { mode méridional. / mode septentrional. }

» La nomenclature trinominale ne suffit plus; pour les espèces
» un peu compliquées, on serait obligé d'avoir recours à un nomen-
» clature quadri-nominale !

» N'est-il pas un peu vain de multiplier ainsi les étiquettes et de
» vouloir classer les productions de la nature dans une série de
» compartiments qui deviennent de plus en plus étroits à mesure
» que leur nombre augmente ? Sans doute le but poursuivi est
» louable : éviter la création d'espèces nouvelles de valeur douteuse ;
» mais il ne sera atteint que si la compréhension des termes : sous-
» espèces, variétés, races, modes, etc., une fois fixée, on reste bien
» pénétré de la valeur relative de toutes ces variations et de leur
» subordination à l'espèce type. »

Par « espèce type », Fage, comme il a bien voulu me l'expliquer depuis, entend « espèce mère », « espèce originelle ». Il regrette que les lois de la nomenclature l'aient obligé, Linné ayant d'abord décrit *M. barbatus*, à adopter pour l'ensemble des Rougets, cette dénomination qui prête à la confusion.

Il nous paraît bien certain, après la lecture de son mémoire, que la forme *barbatus* dérive de la forme *surmuletus*, mais il nous paraît non moins certain que personne, à la seule lecture de son tableau systématique, ne pourra concevoir que la variété *surmuletus* L. est, en réalité, la forme de laquelle provient *M. barbatus* L.

En nous basant sur ses propres indications, voici comment nous aurions pu, phylogénétiquement, résumer la systématique :

espèce type originelle ↗ *M. surmuletus* sept. (L. ?) (formes sept. actuelles)
espèce type originelle ↘ *M. surmuletus* mérid. —➤ les intermédiaires —➤ *M. barbatus* (formes méridionales actuelles).

Ce tableau est l'opposé de celui de Fage, alors que nous sommes complètement d'accord avec lui sur le fond.

Laissons à d'autres le souci de rechercher s'il convient de donner à ces formes les noms d'espèces, de variétés ou autres. « Il est vain,

comme l'écrit FAGE (loc. cit.), de vouloir classer les productions de la nature dans des compartiments qui deviennent de plus en plus étroits, etc. » Cela est vain parce qu'impossible et cela est impossible parce que les productions de la nature ne sont pas stables. Il est aussi impossible d'utiliser les procédés actuels de la systématique pour la compréhension de l'évolution, qu'il l'a été de trouver les lois de l'aviation par l'étude des équilibres statiques.

Un travail, où l'erreur de méthode a été autrement préjudiciable que dans le cas précédent, est celui de J. R. DE LA TORRE BUENO sur les Notonectides de la région de New-York. Ici nous ne nous trouvons plus en présence de conclusions vraies au fond et seulement viciées dans la forme, nous ne trouvons plus de conclusions du tout. Le travail est comme inexistant, alors que les recherches de son auteur l'auraient mis à même de mettre un peu de clarté dans les Notonectides qu'il a observées.

L'erreur fondamentale, et, si j'y insiste, c'est qu'elle est malheureusement extrêmement répandue, est que cet observateur ayant capturé des Notonectes par centaines et ayant même suivi une partie de leur cycle évolutif, n'a pas eu l'idée qu'il était à même de baser leur taximonie sur des données autrement réelles que celles des créateurs d'espèces ou de variétés, qui les ont établies, presque toujours en général, et toutes en ce cas, sur des exemplaires de collections. Le principal souci de J. R. DE LA TORRE BUENO paraît avoir été de retrouver dans ses captures des représentants des formes *N. insulata, undulata* (in three color-varieties), *variabilis, irrorata,* etc., que UHLER, FIEBER, SAY, KIRKALDY et autres ont créées, d'après des exemplaires qui sont au Muséum à Paris ou dans d'autres collections.

Planche IV, ligne 6, n° 4 et n° 5 et lignes 7 et 8 sont reproduits des exemplaires de *N. undulata* SAY, de diverses provenances, qui m'ont été obligeamment confiés par le Muséum et que KIRKALDY lui-même a déterminés. Je n'ai aucune prétention de compétence en matière de Notonectes américaines, mais il est évident, pour un œil un peu exercé, que ces exemplaires n'appartiennent pas à la même forme héréditaire ; il est évident aussi, d'après ce que nous avons observé au cours de cette étude, que ce n'est pas d'après les exemplaires du Muséum ou d'autres collections que la signification réelle de ces diverses formes peut être établie. Seules, des recherches

entreprises comme celles de J. R. de la Torre Bueno peuvent la montrer, à la condition qu'elles soient poursuivies avec méthode, non dans le but de chercher dans la nature la confirmation d'une taxinomie établie pour classer des exemplaires à sec, mais dans le but d'établir une taximonie qui permette de classer d'après leur parenté réelle les exemplaires recueillis (1).

Cette habituelle erreur qui fait accorder à la taxinomie existante une autorité qu'elle ne peut avoir que dans les cas, trop rares encore, où elle a pu être établie d'une façon raisonnée, me paraît avoir été commise par William Lawrence Tower dans ses recherches sur l'évolution des Chrysomélides et en particulier du genre *Leptinotarsa*.

Ce travail est l'un des plus importants, sinon le plus important, de ceux qui ont été publiés jusqu'à ce jour sur la variation d'une catégorie d'êtres organisés. C'est par centaines de mille que l'auteur a examiné les Chrysomélides faisant l'objet de ses recherches et sur lesquelles il a pu recueillir une documentation considérable auprès des stations agricoles.

Il est regrettable qu'il ne nous donne pas la base de la classification qu'il a adoptée, d'autant plus que d'après lui-même : « *Specific diferentiation is almose entirely based upon coloration, is by no means easy, and is especially difficult in dead specimens.* » On peut, dans ces conditions, se demander quelle est la valeur des observations qui n'ont pas été accompagnées de l'étude biologique des formes considérées. Les plus intéressantes, parce que les plus sûres à ce point de vue, sont celles que Tower a entreprises lui-même

(1) Si le lecteur est désireux d'approfondir cette question fort suggestive, il sera complètement édifié par l'examen de la collection du Muséum. Qu'il examine en particulier les 23 exemplaires de *Notonecta mexicana* dont 20 ont été déterminés par Kirkaldy, et qui sont :

4, brun-rouges, presque noirs,
11, rouge-brunâtres,
3, rouge-violacés,
3, brun-fauves,
2, gris-jaunâtres.

A côté de ces exemplaires très probablement héréditairement différents et classés sous la même appellation, il trouvera des espèces et des variétés basées sur des différences le plus souvent inappréciables, ou sans rapport probable avec la descendance. Il semble bien que la systématique des formes américaines correspond encore moins à la réalité que n'y correspondait celle des formes européennes.

sur la descendance de certaines formes et leurs variations; les résultats en ont été considérables.

Quoiqu'il en soit, il résulte de cette enquête *colossale* sur le genre *Leptinotarsa* que rien ne permet d'établir un critérium de l'espèce qui soit applicable à certaines des coupures que l'on est amené à y faire. Les constatations que nous avons faites à propos des Notonectes s'y retrouvent et d'autres analogues, de telle sorte que TOWER, tant par ses observations dans la nature que par ses études sur la descendance en milieux variés, arrive à cette conclusion : « *The study of geographical distribution and variation gives the strongest of circumstantial evidences for direct rapid transformation in response to environmental stimuli as the result of dispersion. I am therefore of the opinion that the evolution of the genus Leptinotarsa, and of animals in general, has been continuous and direct, developing new species in migrating races by direct response to the conditions of existence* ».

A ces citations, je pourrais en ajouter beaucoup d'autres, surtout dans le règne végétal, de travaux qui tous permettent les mêmes conclusions, mais dont les auteurs ont été souvent plus ou moins trompés par le langage taxinomique habituel qu'ils ont employé sans méfiance. Il n'est pas, en résumé, une étude d'une catégorie quelconque d'êtres organisés qui ne justifie la conception géniale de LAMARCK, citée en tête de ce mémoire : « *Ainsi, parmi les corps vivants, la nature, comme je l'ai déjà dit, ne m'offre d'une manière absolue que des individus qui se succèdent les uns aux autres par la génération, et qui proviennent les uns des autres. Ainsi les espèces parmi eux ne sont que relatives, et ne le sont que temporairement* » (1).

Il n'y a que des individus et il n'y a pas deux individus identiques. Des variations individuelles, toujours produites par la réaction de l'être aux facteurs extérieurs, il en est qui ne sont pas héréditaires, parce qu'elles ne sont pas corrélatives ou ne proviennent pas de

(1) Ce n'est pas sans un profond étonnement et une véritable admiration que l'on constate combien LAMARCK avait devancé son époque. Certains passages de ses œuvres paraissent, encore à la nôtre, plus près de la réalité que les affirmations de nombreux auteurs récents. On trouvera, sur l'œuvre de LAMARCK, les indications les plus précises dans un ouvrage de MARCEL LANDRIEU : *Lamarck, le fondateur du transformisme, sa vie, son œuvre, publié par la Société Zoologique de France, Paris, 1909.*

modifications du germen, il en est d'autres qui le sont. Lorsqu'une variation est héréditaire en fait, il s'ensuit déjà qu'elle est compatible avec la persistance de l'être, mais il est possible qu'elle rende sa descendance moins apte à vivre dans le milieu où elle se trouvera.

Le milieu subissant des modifications incessantes et les réactions des êtres organisés aux conditions du milieu étant par suite incessamment modifiées, ce que l'on appelle adaptation d'une modification est en réalité très complexe et peut être positif, nul, ou négatif, pour le même être, suivant le jeu des multiples conditions où il se trouve.

Nous ne devons pas oublier que, si les variations morphologiques sont, pour l'observateur, les plus importantes, elles n'ont en réalité de valeur au point de vue de l'évolution, que dans la mesure où elles sont la traduction de modifications physico-chimiques *héréditaires*. Or des différences morphologiques considérables peuvent ne pas correspondre à des modifications physico-chimiques héréditaires, comme celles-ci peuvent ne pas se traduire par des variations morphologiques perceptibles. Autant il est vain, dans la plupart des cas, d'essayer de comprendre la sélection ou la persistance du plus apte d'après des modifications morphologiques, autant cela devient aisé lorsqu'on la conçoit comme la résultante des modifications physico-chimiques. C'est le cas des céréales qui résistent plus ou moins à la verse et ce en corrélation avec certains caractères morphologiques, c'est le cas des souris (Borrel, 07) qui ici sont sensibles aux inoculations de cancer et ne le sont plus quand on les transporte ailleurs, ce doit être aussi le cas de *N. viridis* etc.

Des variations individuelles héréditaires, il n'en est pas une qui ne puisse être le point de départ d'une nouvelle catégorie, mais le plus souvent elles disparaissent, autant par le jeu de l'amphimixie que par celui des modifications incessantes du milieu et des réactions de l'être, qui s'opèrent successivement dans des sens plus ou moins opposés.

Celles des variations individuelles qui ne disparaîtront pas forment tout d'abord des catégories peu tranchées, se pénétrant de toutes les façons, se confondant ici ou là par un ou plusieurs de leurs caractères distinctifs. Mais, d'une part, soit par une modification constante des conditions de l'habitat primitif, soit par un changement d'habitat, la sélection des variations, produites en

réaction avec le milieu, orientera le résultat de la variation dans certaines directions et, d'autre part, l'amixie, qu'elle soit constitutionnelle ou seulement de fait, facilitera la différenciation de formes qui peu à peu seront devenues nettement distinctes.

Très vraisemblablement *N. glauca, N. furcata* et leurs intermédiaires, *M. surmuletus, M. barbatus* et leurs intermédiaires, sont des exemples actuels de telles variations, et ces exemples, autant qu'ils ont pu être étudiés, font comprendre la complexité extrême de leur évolution.

Il n'y a donc pas de critérium de l'espèce et Le Dantec voudra bien me pardonner de ne pas admettre, même théoriquement, son *criterium chimique*, lui-même ayant reconnu ailleurs qu'il n'y a pas de différence essentielle entre *qualité* et *quantité*.

Quant à l'affirmation de de Vries que des espèces nouvelles peuvent sortir d'une façon imprévue d'espèces existantes, et cela sans aucune transition, mais que les espèces existantes sont *invariables*, il semble que Lamarck y répondait déjà dans la citation faite en tête de ce mémoire.

S'il paraît bien exact que, dans certains cas, la modification morphologique plus ou moins apparente, qui résulte d'une modification de la constitution physico-chimique du germen, est brusque, rien n'autorise à affirmer, comme le fait de Vries, qu'il y a des millions d'espèces de froment, d'orge et d'avoine qui, par leur mélange, nous donnent l'illusion de la diversité mais dont chacune est stable. Les observations sur lesquelles il s'appuie ont été faites par des agriculteurs, dans un but utilitaire, et ce qui *paraît* momentanément stable, ou à peu près, ce sont les quelques caractères *utiles* considérés.

En réalité, l'étude véritablement scientifique de ces formes montrerait qu'il n'est pas une soi-disant fluctuation qui ne puisse être le départ d'une nouvelle forme, lorsqu'elle est héréditaire, c'est-à-dire lorsqu'elle n'est pas seulement la réponse plus ou moins durable de l'être à une modification du milieu, mais qu'elle dépend d'une modification du germen, laquelle a d'ailleurs elle-même pour cause originelle une modification du milieu. Les variations héréditaires peuvent au surplus se présenter, soit avec, soit sans intermédiaires morphologiques, cette *apparence* n'étant en aucune façon un critère de leur importance au point de vue scientifique de l'évolution.

Mais je ne veux pas outrepasser mon sujet, duquel il me paraît ressortir surtout que : *Ce qui importe, ce n'est pas de donner des noms à des catégories d'êtres organisés, c'est de distinguer quelles sont celles que la génération perpétue dans le même état jusqu'à ce qu'elles varient, et de rechercher quels sont leurs rapports, tant entre elles qu'avec le milieu.*

La classification n'est pas un but, mais un moyen, et, si elle est comprise comme il vient d'être exposé, la compréhension même de l'évolution doit en découler car, comme le dit TOWER, *les formes nouvelles sont le résultat d'une transformation rapide en réponse aux facteurs extérieurs. Il n'est pas besoin de siècles pour les découvrir, il suffit de savoir les voir, mais pour cela il est nécessaire d'employer un langage approprié.*

(Laboratoire d'évolution des êtres organisés, Paris, 1909.)

OUVRAGES CITÉS.

1907. Borrel (A). — Le problème du cancer. (*Bulletin de l'Institut Pasteur*, T. V, N° 14, p. 599).

1902. Bueno (J. R. de la Torre). — Notes on the *Notonectidæ* of the vicinity of New-York. (*Journ. N. Y. entom. soc.*, vol. X, p. 230 à 236).

1905. — The genus *Notonecta* in America North of Mexico. (*Journal N. Y. entom. soc.*, vol. 13, p. 143-167, 1 pl.).

1905. Cannaviello (Franco Enrico). — Contribution à une monographie des Lépidoptères du genre *Deilephila*. (*Miscellanea Entomologica*, vol. XIII.)

1906. Castle (W. E.), Carpenter (F. W.), Clark (A. H.) Mast And (S. O.) and Barrows (W. M.). — The effects of inbreeding, cross-breeding, and selection upon the fertility and variability of *Drosophila*. (*Proceedings of the American Reading of Arts and Sciences*, vol. XLI. N° 33. Cambridge. U. S. A.).

1903. Cuénot (L.). — Les idées nouvelles sur l'origine des espèces par mutation. (*Revue générale des sciences pures et appliquées*, n° 21, 15 nov. 1908, p. 860 à 871).

1907. Delcourt (A.). — Quelques observations sur la variabilité de *Notonecta glauca* L. (*Comptes rendus des séances de la société de Biologie*, 12 janvier 1907, t. LXII, p. 11).

1907. — De la nécessité d'une revision des Notonectes de France. (*Feuille des jeunes Naturalistes*, 1er août 1907).

1909. — Amixie régionale chez *Notonecta glauca* L. (*Comptes rendus de la société de Biologie*, 3 avril 1909, t. LXVI, p. 589.)

1865. Douglas (John William) and John Scott. — The Bristish Hemiptera. (London).

1794. Fabricius (Joh. Christ.). — Entomologia systematica. (*Hafniæ*, t. IV, MDCCXCIV, p. 58).

1803. — Systema Rhyngotorum. (*Brunswigae*, p. 103).

1909. Fage (L.). — Etude de la variation chez le Rouget. *Mullus barbatus* L., *M. surmeletus* L. (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*, V. XVI, juin 1909, n° 5).

1861. Fieber (Dr Franz Xaver). — Die europæischen Hemiptera. (Wien, 1861).

1905. Hüeber (Dr Theodor). — Deutschlands Wasserwanzen. B (*Verein für vaterl. Naturkunde in Würtemberg*, 61 Jahrgang, 1905. Stuttgart).

1905. Jordan (Karl). — Der Gegensatz zwischen geographischen und nicht geographischen variation. (*In Zeitschrift f. wiss. Zool.*, Bd. 83, 1905. s. 151-210, 75 fig. in Text.)

1897. Kirkaldy (G. W.). — Revision of the *Notonectidæ*. (*The Transaction of the Entomological Society of London*, for the year 1897, p. 393 à 426.)

1897. — Sur la synonymie de deux variétés de la *Notonecta glauca* L. (*Revue d'Ent.*, t. 16, p. 222-224).

1909. LANDRIEU (Marcel). — Lamarck, le fondateur du transformisme, sa vie, son œuvre. (*Publié par la Soc. Zool. de France,* 28, rue Serpente, Paris).

1909. LE DANTEC (Félix). — La Crise du Transformisme.

1908. MARCHAL. — Notes sur les Cochenilles de l'Europe et du Nord de l'Afrique. (*Annales de la soc. Entom.*, t. LXXVII, 1908, p. 223).

1906. PANTEL (J.) et SINETY (R. de). — Les cellules de la lignée mâle chez la *Notonecta glauca* L. (*La Cellule,* t. 23, p. 87-303, 8 pl).

1894. PÉREZ (Jean). — De l'organe copulateur mâle des Hyménoptères et de sa valeur taxinomique. (*Ann. Soc. Entom. de France,* vol. LXIII).

1906. TOWER (William Lawrence).— An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. (*Published by the Carnegie Institution of Washington*, 1906).

1909. VRIES (Hugo de). — Transformisme et Mutation. (*La Revue du Mois,* 4e année, n° 45, sept. 1909, p. 269-302).

PLANCHE IV.

Explication de la Planche IV.

N. B. Les insectes sont numérotés de gauche à droite.

Ligne 1	1°	*N. furcata* du Calvados.
	2°	*N. glauca* α *5* β *5* de Galicie.
	3°	*N. glauca* L. α *0* β *2* de Chaville, près Paris.
	4°	*N. maculata* de Guisery (Saône-et-Loire).
Ligne 2		*N. viridis* de Chaville.
Lignes 3 et 4		*N. glauca* α *10* β *10* (*furcata*) à *N. glauca* α *0* β *0* de Banyuls s/M.
Ligne 5	1°	*N. glauca* α *8* β *9*, à tache flave, d'Erzeroum.
	2°	*N. glauca* α *4* β *5*, à tache flave, de Syrie.
	3°	— — de Damas.
	4°	— — de Galicie.
Ligne 6	1°	*N. lutea* d'Arneg, Wurtemberg.
	2°	*N. irrorata* (det. Kirkaldy) de l'Amérique septentrionale.
	3°	*N. chinensis*, var. Fallov. (Det. K.) du Chen-si.
	4°	*N. undulata* de New-York.
	5°	— de Jowa.
Ligne 7	1°	*N. undulata* Say de Providence, Etats-Unis.
	2°	— de Baltimore.
	3°	— de l'Amérique septentrionale.
	4°	— de Baltimore.
Ligne 8	1°	— de Colombie.
	2°	— du Mexique.
	3°	— de Cuba.
Ligne 9	1°	*N. montandoni* du Thibet.
	2°	*N. triguttata* du Japon septentrional.
	3°	*N. kirkaldyi* du Yun-nan (type de J. Martin).
	4°	*N. chinensis* du Kiang-si.

Remarque : C'est à dessin que les deux planches ont été faites sur des fonds différents, afin de faire ressortir combien la coloration des élytres est, dans une certaine mesure, dépendante de l'ambiance. Il est, en réalité, impossible de donner une description exacte de la coloration qui varie suivant la nature, l'intensité et la direction de l'éclairage.

Le procédé trichrome employé pour ces deux planches a paru plus certain, au point de vue de la comparaison des élytres entre elles, car, si la coloration n'est pas exactement rendue, la différence porte sur l'ensemble.

Ce procédé paraît susceptible de donner de meilleurs résultats, surtout au point de vue netteté, en prenant soin de fixer les élytres sur une plaque de verre blanc opaque et non, comme il a été fait, sur une feuille de bristol, dont la dilatation inégale au cours de l'opération a rendu impossible un repérage parfait.

Picou et Dulac, Puteaux.

Notonecta

PLANCHE V.

Explication de la Planche V.

Abréviations : l. = ligne, c. = colonne, e. = élytre, d. = droite, g. = gauche. N. = Notonecta.

Remarque importante : *Le lecteur est prié de cacher avec une feuille de papier les élytres qu'il n'examine pas.*

Lignes 1 à 7 — : e. d. *N.*, Etang de l'Ecrevisse à Chaville, près Paris, 18 février 1907.

Lignes 8 à 12 — : e. d. *N.*, Banyuls-sur-mer, novembre 1909.

Lignes 13 à 16 — : e. d. *N.*, Babinée près Krzywere sur le Dniester, Galicie, nov. 1907.

Ligne 17 — : e. d. *N.*, Soroksar, Hongrie, décembre 1907.

Ligne 18 — : e. d. *N.*, viridis, Etang de l'Ecrevisse, 18 février 1907.

Ligne 19 — : e. d. *N.*, Hottot-les-Bagues, Calvados, septembre 1907.

Ligne 20 — c. 1 : e. g. — c. 2 : e. d. *N. maculata* ♂ — c. 3 : e. g. — c. 4 : e. d. N. maculata ♀, Cuisery (Saône-et-Loire), parents — c. 5 et 6 : ♀ — c. 7 : ♂ — c. 8 : ♀, descendants.

Ligne 21 — c. 1 : e. d. *N.* maculata ♂ — c. 2 : *N.* maculata ♀ de Cuisery, parents — c. 3, 4, 5 et 7 : ♀ — c. 6 et 8 : ♂, descendants.

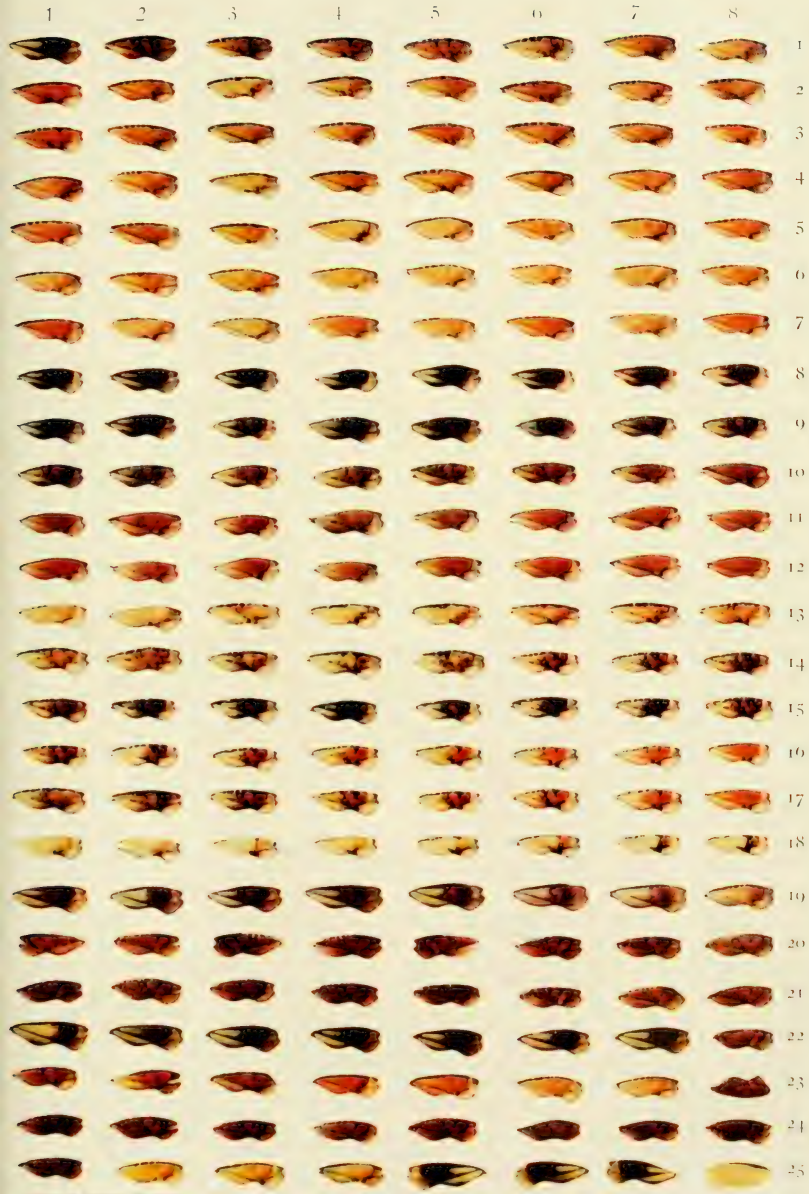
Ligne 22 — c. 1 : e. d. *N.* furcata ♀, Villers-Bocage (Calvados), mère — c. 2 et 4 : ♂ — c. 3, 5, 6 et 7 : ♀, descendants.

Ligne 22 — c. 8 : e. d., l. 23 — c. 8 : e. g. *N.* maculata, Banyuls-sur-mer, 17 juillet 1907.

Ligne 23 — c. 1 : e. d. *N.* glauca ♂ — c. 2 : e. d. *N*, glauca ♀, Corbeil, parents — c. 3 : e. d. ♂, descendant — c. 4 : e. d. *N.* glauca ♂ — c. 5 : *N.* glauca ♀, Boigny (Loiret), parents — c. 6 : ♀ et c. 7 : ♂, descendants.

Ligne 24 — c. 1 : e. d. *N.* maculata ♂ — c. 2 : e. d. *N.* maculata ♀, Boigny, parents — c. 3 et 4 : ♂ descendants. — c. 5 : e. d. *N.* maculata ♀ Ablon, près Paris, mère — c. 6 et 7 : ♂, 8 : ♀ et l. 25 — c. 1 : ♂, descendants.

Ligne 25 — c. 2 : e. d. *N.* glauca ♂ — c. 3 : e. d. *N.* glauca, ♀, Boigny (Loiret), parents — c. 4 : ♂ fils — c. 5 : e. g. *N.* furcata ♀ Antony, près Paris, mère — c. 6 : ♀ et c. 7 : ♂ descendants. — c. 8 : e. g. *N.* lutea, Arneg, près Ulm.



Prieur et Dubois, Puteaux

Nolonecta

C. CÉPÈDE et E. POYARKOFF.

SUR UN INFUSOIRE ASTOME *CEPEDELLA HEPATICA* POYARKOFF PARASITE DU FOIE DES *CYCLAS* (*S. CORNEUM* L.) [1].

L'Infusoire qui fait l'objet de ce travail a été observé pour la première fois par l'un de nous dans le foie des Cyclas (*Sphærium corneum* L.) des environs de Bordeaux (allées de Boutaut). Il a été retrouvé depuis aux environs de Wimereux.

Le nombre d'individus de *Cepedella hepatica* qui peuvent se trouver dans le foie d'un Cyclas varie considérablement. Certains Cyclas peuvent en être totalement exempts; d'autres peuvent présenter deux ou trois cents parasites. Généralement, lorsqu'on a un Cyclas bien infecté, les parasites ne sont pas disséminés uniformément dans le foie, mais groupés en un petit nombre d'amas; certains lobules du foie présentent plusieurs parasites, tandis que les lobules voisins n'en ont pas. On peut supposer que chacun de ces groupes provient d'une infection individuelle. A Bordeaux, nous avons observé que tous les Cyclas examinés, d'une même station sont infectés, tandis que les Cyclas d'une autre station, moins nombreux, sont tous indemnes.

A Wimereux, on note constamment un pourcentage, variable, mais toujours existant, d'individus parasités et indemnes dans les lots de Cyclas provenant d'une même localité [2]. Nous inclinons à

[1] Avec la Planche VI.

[2] Ainsi dans un premier lot de 8 Cyclas, 7 se sont montrés indemnes et un seul parasité. Dans un deuxième lot de 15 Cyclas, 14 étaient indemnes et un seul parasité par *Cepedella*. En revanche, on a observé dans les branchies de 2 individus sur 8 dans le premier cas, de 6 individus sur 15 dans le deuxième, un Trichodinide qui méritera une étude spéciale. Tous ces Cyclas provenaient d'une mare formée par la Zoie, ruisseau qui se jette à la mer au voisinage du laboratoire.

penser que ces variations dans l'intensité du parasitisme sont corrélatives de variations éthologiques des hôtes : nature et densité de l'eau, nombre plus ou moins grand de Cyclas pour un même espace et pour un même volume d'eau, etc.

Distribution géographique. — En ce qui concerne la distribution géographique de *Cepedella hepatica* Poy., sa présence dans des localités aussi éloignées que Bordeaux et Wimereux permet de supposer que de nouvelles recherches la feront rencontrer dans d'autres régions.

L'Infusoire, qui doit passer d'un hôte à un autre par la voie digestive, peut se trouver, soit dans la lumière des diverticules hépatiques (fig. 2, pl. VI), soit à l'intérieur des cellules du foie, plus ou moins enfoncé dans le cytoplasme cellulaire (fig. 1, pl. VI). Dans cette pénétration à l'intérieur des cellules hépatiques, *Cepedella hepatica* reste toujours placée entre le noyau cellulaire et la lumière du diverticule. Parfois, son extrémité antérieure (fig. 1, pl. VI) vient au contact de la paroi nucléaire.

Taille. — La taille de *Cepedella* est très variable ainsi que le montre le simple examen des figures dans le texte. Les plus petits exemplaires (fig. VIII) mesurent 16 μ de longueur, alors que certains individus, très grands (fig. III), atteignent 26 μ. La taille la plus fréquente est de 22 μ environ (fig. VI, VII et X). La taille de l'Infusoire est en relation avec le temps qui sépare les divers individus de la division transversale.

Morphologie. — Examiné dans la cellule hépatique, le parasite, qui s'est déformé quelque peu avant l'action des réactifs fixateurs, prend la forme d'une larme batavique, irrégulière (fig. 1, 2, pl. VI) parfois plus bombée sur l'une de ses faces dont la convexité plus accusée définit la région dorsale de l'Infusoire (fig. 1). La face opposée, moins bombée, constitue la *sole ventrale.*

Si l'Infusoire nage, il change de forme ; la section transversale au lieu d'être circulaire devient triangulaire, une face moins convexe que les deux autres constitue une sole ventrale très nette. En outre, la substance protoplasmique se répartit plus uniformément le long de l'axe longitudinal et le renflement postérieur devient moins prononcé ; l'Infusoire perd la forme de larme batavique, pour devenir subtriquètre. Le dimorphisme de *Cepedella* rappelle la

propriété analogue de *Orchitophrya stellarum* Cépède [1] qui se tord autour de son axe longitudinal lorsqu'elle se met à nager. Quant à la forme de la sole ventrale, elle est très difficile à définir. Elle demande un examen très attentif et n'est guère étudiable que par des observations *in vivo* ou sur des frottis fixés à l'aide de réactifs excellents et avec une extrême rapidité dans les manipulations.

En dehors de sa forme très spéciale, le corps de *Cepedella* est susceptible de très grandes déformations. Au niveau d'un passage étroit, elle peut s'étrangler plus ou moins ; lorsque la moitié environ de la longueur du corps a franchi le passage, l'Infusoire a pris la forme momentanée d'un bissac irrégulier.

Cette conformation aidée par cette élasticité rend plus facile la pénétration de l'Infusoire à travers la lumière des diverticules hépatiques et son installation au sein des cellules (fig. 1 pl. VI).

In vivo, le corps du parasite est clair et transparent. Son endoplasme qui occupe presque la totalité du corps est très finement granuleux. Dans un frottis du foie de *Sphærium corneum* L., l'Infusoire est difficile à distinguer à un faible grossissement au milieu des débris du tissu hépatique. Son déplacement au sein de la préparation permet seul de déceler sa présence. A l'extrémité la plus aiguë du corps, qui se dirige en avant dans la progression et qui doit donc être considérée comme *extrémité antérieure*, est différencié un intéressant appareil fixateur que l'un de nous a décrit très brièvement dans une note antérieure [2]. Cet appareil est le résultat d'une évolution secondaire de *Cepedella* par adaptation au parasitisme. Une plage légèrement concave, s'appliquant étroitement aux cellules hépatiques et capable de prendre appui sur le cytoplasme, est en relation avec un cône de myonèmes qui occupent la région antérieure du corps. Il y a lieu de se demander si cet appareil si spécial ne résulte pas de la différenciation par transformation sur place des myonèmes de l'ancienne région pharyngienne de l'espèce ancestrale, libre ou commensale. Sous l'action de ces myonèmes, l'application de l'appareil fixateur peut être plus ou moins intense. On conçoit que par le jeu de ces éléments contractiles, l'Infusoire peut augmenter ou détruire l'adhérence de son appareil fixateur avec son substratum ; par suite, *Cepedella* peut aisément se déplacer à

---

(1) Casimir Cépède. a) C. R. Ac. Sc., 16 déc. 1907. b) C. R. Ac. Sc., 23 déc. 1907.
(2) Poyarkoff (loco cit., p. 96).

travers les diverticules hépatiques et au sein des cavités intracellulaires.

Sur l'un des bords de la face ventrale, se montre une zone cuticulaire plus résistante, non ciliée et qui constitue une sorte de squelette externe de l'Infusoire. Tantôt elle a une forme arquée assez régulière, et court de l'extrémité antérieure aiguë, vers la partie postérieure, plus ou moins rétrécie pour former une extrémité arrondie ; tantôt au contraire, la zone cuticulaire s'incurve dans sa partie médiane pour décrire un S très allongé qui remplace l'arc régulier signalé précédemment. On conçoit que la forme en S de ce bord cuticulaire épaissi facilite beaucoup la locomotion et l'insinuation du parasite d'abord parmi les diverticules hépatiques, ensuite dans le cytoplasma des cellules du foie (fig. I).

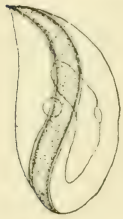


Fig. 1.

Ciliation. — Les stries cuticulaires ne sont pas toujours contournées ; celles qui se trouvent du côté dorsal ont une direction longitudinale droite en allant de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure. L'orientation des stries d'insertion ciliaire plus ventrales est régie par celle de la zone cuticulaire dont il vient d'être fait mention. Elles s'incurvent de manière à rester à peu près parallèles à la zone d'épaississement ectoplasmique, la distance qui les sépare étant fonction de la grandeur du corps infusorial dans ses différentes régions.

Ces stries sont légèrement enfoncées dans le corps de l'Infusoire de sorte que sa section transversale a l'aspect d'une rosette.

Les cils, assez distants les uns des autres, sont très longs et très grêles. Leur battement synchrone très lent transforme les zones ciliées en sorte de flammes vibratiles dont les oscillations courent de la partie antérieure du corps vers la région postérieure.

Les cils sont un peu plus courts à l'extrémité postérieure. Les cils ne sont pas assez rigides pour se mouvoir tout d'une pièce ; le mouvement se propage de leur base à leur extrémité distale, de sorte que les cils exécutent un mouvement ondulatoire.

Cette ciliation est en relation avec l'habitat très spécial de *Cepedella*. L'appareil ciliaire doit faire les frais du déplacement de l'Infusoire dans un milieu très visqueux ; les déplacements ne sont

pas de grande amplitude et la rapidité de la locomotion est très faible. Ces raisons expliquent toute l'anatomie si spéciale de cet appareil locomoteur.

Ectoplasme. — En dehors de la zone cuticulaire excessivement mince et caractérisée par la différenciation que nous venons d'étudier, l'ectoplasme est presque nul. Nous n'observons pas ici la zone ectoplasmique épaisse qu'on trouve chez les *Anoplophrya*, *Hoplitophrya* et les genres voisins et dans laquelle pénètrent les racines ciliaires. Cet ectoplasme rappelle par sa ténuité celui de *Herpetophrya*, de *Protophrya* et d'*Orchitophrya ;* c'est avec ce dernier qu'il a le plus d'analogie structurale.

Endoplasme. — L'endoplasme est finement granuleux. Parfois, il montre des espaces vacuolaires qui constituent les mailles d'un réseau dont la structure est finement grenue. Ces variations dans la structure de l'endoplasme sont corrélatives des variations du milieu.

Les échanges entre le parasite et le milieu parasitaire s'effectuent en très grande partie par l'intermédiaire des vacuoles pulsatiles chez la plupart des Infusoires astomes (*Anoplophrya*, *Hoplitophrya*, etc.). Aussi les variations de tonicité du milieu agissent-elles surtout sur ces éléments contractiles ; chez les espèces qui comme *Cepedella hepatica*, *Orchitophrya stellarum*, n'ont pas de vacuole pulsatile, ces échanges s'effectuent surtout par la surface du corps infusorial. Ces Infusoires vivent dans un milieu très nourricier et, chez *Cepedella*, le confinement dû à l'endoparasitisme intracellulaire vient encore s'ajouter pour donner à l'Infusoire un milieu très nutritif. Le volume de la cavité intracellulaire habitée par le parasite est très restreint et bien que le milieu varie quelque peu selon l'état physiologique de la glande hépatique, la tonicité de ce milieu doit être sensiblement la même pendant l'activité et le repos du foie. Ces faits expliquent l'absence de vacuole contractile [1].

Dans l'endoplasme, on observe encore assez souvent des formations spéciales qui, après coloration, apparaissent en coupe optique, comme des anneaux plus chromatiques que l'endoplasme, mais moins colorés que les noyaux. Généralement isolées chez un même Infusoire, on peut en compter, suivant les cas de 2 à 10 chez une

---

[1] SIEDLECKI (1902) explique également par l'éthologie parasitaire, l'absence de vacuole contractile chez son *Herpetophrya astoma*, parasite de la cavité générale des Polymnies.

même *Cepedella*. Elles sont assez souvent placées au voisinage immédiat du macronucleus. Ces formations sont peut-être des produits d'excrétion, peut-être aussi des substances de réserve.

Noyaux. — Nous avons pu étudier la structure du macronucleus et du micronucleus avec une très grande précision de détails. Les méthodes qui nous ont permis ces observations sont : la fixation à l'aide du sublimé acétique selon la formule de Gilson, le sublimé alcoolique de Schaudinn et le picroformol acétique de Bouin ; la coloration par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain et par l'hémalun de Mayer suivie d'une coloration cytoplasmique à la fuchsine-aurantia ou à l'éosine-orange.

Contrairement à ce qu'on observe chez d'autres Astomes (*Anoplophrya alluri* Cépède, *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq,) le micronucleus n'a pas une place définie au sein du cytoplasma infusorial, pas plus d'ailleurs que le macronucleus. Toutefois, ce dernier semble occuper approximativement le centre de gravité de l'Infusoire.

Micronucleus. — A l'état statique, le micronucleus est sphérique, séparé du protoplasme environnant par une mince membrane chromatique très avide des colorants nucléaires et il présente un suc micronucléaire très foncé. Nageant dans ce suc nucléaire, on observe de très fins filaments de linine sur lesquels reposent des grains chromatiques de taille variée dont certains sont excessivement ténus. De la chromatine beaucoup plus compacte, affectant la forme de corpuscules irréguliers ou de bâtonnets très avides de laque ferrique, est tassée contre la périphérie qu'elle teinte d'une couleur beaucoup plus foncée (fig. II).

Fig. II.

Cepedella hepatica Poy. × 1650 env. (à l'état statique.) Le cytoplasme n'est représenté que par une teinte plate, tandis que les éléments nucléaires sont dessinés à la chambre claire oc. 4. obj. Achr. 1. 5. Zeiss comme dans les autres figures du texte.

Macronucleus. — A ce stade, le macronucleus normal a une forme massive irrégulière. Une mince membrane chromatique le sépare du protoplasma (fig. II). Son suc nucléaire est foncé. Le plus souvent, il se colore d'une manière compacte. C'est à peine

si on peut observer par place quelques grains plus foncés (fig. 1 et 2, pl. VI). Dans des colorations très électives, le contenu macronucléaire se laisse définir en un lacis de filaments de linine très fins, enchevêtrés sans ordre apparent et servant d'appui à des amas chromatiques dont les uns ont la forme de grains, d'autres celle de bâtonnets, alors que d'autres enfin ont une forme de courts bâtonnets plus ou moins réguliers (fig. II.)

Nous avons observé, à côté de ces macronuclei normaux de forme toujours plus ou moins globuleuse, des *Cepedella* qui montraient un macronucleus plus ou moins diffus de forme et de structure très particulières. Nous nous contenterons de décrire les cas représentés dans les fig. III, IV, V et VI. Auparavant, il est intéressant de remarquer que chez ces individus, la forme générale du corps infusorial est bien conservée et que la structure du micronucleus est absolument normale. Deux hypothèses peuvent être émises sur la nature de ces exceptions. Pour la première, ces macronuclei sont des anomalies ou des accidents de préparation. Pour la deuxième, ces éléments nucléaires sont normaux et le macronucleus de *Cepedella* présidant à la vie végétative de l'Infusoire est susceptible de se déformer de manières très variées et possède un certain amœboïsme. Le fait que les autres éléments cytologiques de l'Astome ont conservé leurs caractères anatomiques normaux permet de rejeter la première hypothèse, quelques cas *très rares* de dégénérescence pouvant seuls être interprétés par elle.

Fig. III, IV, V et VI.
Macronuclei diffus de *Cepedella hepatica* × 1650 environ.

La deuxième hypothèse que nous accepterons nous permet d'établir une comparaison entre cet amœboïsme et celui que CAULLERY ET MESNIL (1907) ont observé chez *Rhizocaryum concavum*, que l'un de nous (1907) a noté chez *Anoplophrya alluri* et d'expliquer la forme du macronucleus décrite par E. FAURÉ-FRÉMIET (1907) chez *Anoplophrya striata* DUJARDIN [1].

Dans la fig. III, le macronucleus, allongé comme pour un début de division transversale, ainsi que l'indique d'ailleurs la forme ellipsoïde du micronucleus, montre sa chromatine comme amassée selon certaines zones du reticulum de linine constituant des plages allongées obscures laissant entre elles des aires plus claires où l'on ne voit que le nucléoplasma. Par endroits, de minces filaments chromatiques traversent ce dernier dans des directions variées.

Le micronucleus de la fig. IV surplombe en partie le macronucleus irrégulier. Un examen rapide pourrait même faire conclure à son absence. Il est subsphérique ce qui est l'indice de l'état statique de l'Infusoire.

Le macronucleus orienté obliquement par rapport à l'axe du corps de *Cepedella* montre sa chromatine répartie sous forme de filaments vivement colorés. Ceux-ci s'ordonnent selon un peloton irrégulier qui se groupe en trois amas principaux à grand axe presque perpendiculaire à celui du macronucleus et en un petit amas latéral duquel part un filament axial à direction légèrement sinueuse qui va rejoindre le gros amas chromatique latéral du côté opposé.

La figure suivante, V, montre un macronucleus encore plus diffus. Il semble que la chromatine ait été sollicitée par deux forces polaires d'intensité inégale qui, en allongeant le macronucleus, l'ont entraînée vers les extrémités renflées de ce bissac irrégulier.

Enfin, dans la figure VI, le macronucleus allongé s'est bouclé trois fois avec des courbes d'importance inégale rappelant la lettre grecque ζ orientée obliquement par rapport à l'axe longitudinal de

---

[1] De récentes recherches m'ont permis de contrôler sur *Anoplophrya striata* DUJARDIN, l'hypothèse que j'avais émise (1907) sur la forme de son macronucleus et la place probable de son micronucleus au sein de l'endoplasme infusorial. Dans certains cas, le macronucleus montre les expansions latérales signalées par FAURÉ-FRÉMIET (1907) ; le plus souvent, il a la forme rubannée irrégulière que j'ai observée pour le macronucleus d'*A. alluri* CÉPÈDE (1907). C.

l'Infusoire. Le micronucleus ellipsoïdal montre sa chromatine disposée selon un fin reticulum plus serré aux deux extrémités du grand axe et selon un plan équidistant des deux pôles de l'ellipse.

Division transversale. — Dans la division transversale, le micronucleus s'apprête à la division bien avant qu'on observe de changements dans le macronucleus. Toutefois, on peut assister à des dérogations à cette règle générale.

La chromatine du micronucleus, disséminée jusqu'ici d'une façon irrégulière au sein du suc micronucléaire, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, s'oriente en formant un peloton plus régulier, (fig. VIII) tandis que le micronucleus conserve encore sa forme générale sphérique.

Plus tard, le micronucleus s'étire de manière à constituer une sorte d'ellipse. Les microsomes chromatiques suivent l'orientation générale et se portent aux deux pôles de l'ellipse où ils forment deux calottes chromatiques. Des travées chromatiques longitudinales unissent ces deux calottes (fig. VII, texte).

Fig. VII, VIII, IX et X.

Stades de la division transversale.

Transformations du micronucleus et du macronucleus au début du phénomène. Le cytoplasma infusorial n'est représenté que par une teinte plate. × 1650 environ.

Enfin la chromatine se condense en une sorte de peloton très épais qui conserve l'orientation générale de la figure chromatique précédente. Déjà semble s'individualiser le spirème qui donnera naissance aux chromosomes (fig. X et IX.)

Au stade suivant (fig. XI) le spirème est définitivement constitué.

Bientôt, les chromosomes vont se scinder et, l'étirement micronucléaire se continuant, ils vont se porter par moitié à chacun des pôles de la figure anaphasique (fig. XII). On voit alors dans chacune des parties renflées du bissac formé par la figure de division trois chromosomes en forme de U.

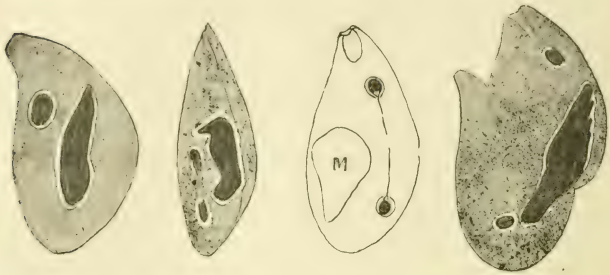


Fig. XI, XII, XIII et XIV.

Derniers stades de la division transversale.

d'après une préparation à l'hématoxyline au fer-éosine. × 1650 environ, oc. 4 obj. 1.5. cam. luc.) Dans la figure XIII, le micronucleus seul a été figuré entièrement. Le contour de l'Infusoire a été dessiné ainsi que le pourtour du macronucleus *M*.

Ceux-ci vont bientôt se tasser aux deux pôles du fuseau qui se colorent intensément, tandis que, dans le cytoplasme, achève de disparaître le filament qui unissait jusqu'ici les deux micronuclei-fils (fig. XIII). La chromatine de chacun d'eux se résoud en fins grains qui s'ordonnent selon la figure caractéristique de l'état de repos du micronucleus (fig. XIV).

Pendant que le micronucleus subissait cette série de transformations, le macronucleus évoluait sans qu'il y ait synchronisme absolu entre les variations des deux corps nucléaires.

La chromatine du macronucleus s'oriente selon un peloton d'abord très fin, assez irrégulier et très enchevêtré (fig. VII) pendant que la forme générale change. Le macronucleus s'étire dans un sens déterminé ; à sa forme globuleuse primitive (fig. 1 et 2, pl. VI) succède une forme allongée (fig. II et VII). Tandis que l'étirement se continue, le peloton, qui s'oriente selon le grand axe macronucléaire, (fig. VIII, X, XII) devient de plus en plus simple et de plus en plus

épais. Finalement, le macronucleus montre un spirème enchevêtré (fig. IX, XI, XIV).

Alors apparaît un sillon dorsal et un autre sillon ventral, obliques par rapport à l'axe infusorial et presque perpendiculaires au grand axe du macronucleus. Les deux micronuclei-fils occupent alors les deux pôles de l'Infusoire (fig. XIV). Le sillon va s'approfondir (fig. 3, pl.) tandis que le macronucleus s'étire en bissac et finalement les deux Infusoires-fils qui montrent chacun l'épaississement ectoplasmique latéral se séparent. Nous revenons ainsi au stade duquel nous sommes partis.

Action du parasite. — La cellule hépatique parasitée par *Cepedella hepatica*, se distingue des cellules normales par son aspect vacuolaire. L'action de l'Infusoire semble s'exercer, non seulement sur la cellule qu'il parasite, mais encore sur les cellules voisines (fig. 1, pl. VI). Toutefois, chez celles-ci la dégénérescence vacuolaire n'atteint jamais en intensité celle qui a lieu dans la cellule-hôte (fig. 1 et 2, pl. VI).

L'hôte ne semble pas réagir à l'action parasitaire par la formation de tissu conjonctif de réaction qui englobe le parasite comme on l'observe dans les infections myxosporidiennes, par exemple.

CONCLUSIONS.

En résumé, *Cepedella hepatica* POYARKOFF représente dans le groupe des Infusoires astomes un type unique jusqu'ici, tant par son anatomie (forme générale, différenciation ectoplasmique, absence de vacuole [que seules *Herpetophrya astoma* SIEDLECKI, *Orchitophrya stellarum* CÉPÈDE partagent avec elle]), que par son habitat très particulier. A ce dernier titre, elle est l'unique représentant de ce groupe qui possède un parasitisme intracellulaire et le premier Infusoire infestant le foie de son hôte. Il est le premier astome parasite des Lamellibranches. L'ancienne *Opalina mytili* de QUENNERSTEDT ne devait qu'à une observation superficielle d'être rangée dans le groupe des Infusoires astomes, sous le nom plus récent d'*Anoplophrya mytili* QUENNERSTEDT que lui avait conféré SAVILLE KENT (1880-82). MAUPAS (1883), en créant son genre *Ancistrum* y fit entrer avec raison l'*Anoplophrya* (*Opalina*) *mytili* QUENNERSTEDT.

Cepedella hepatica POYARKOFF constitue donc un excellent argument en faveur de la thèse soutenue par l'un de nous (*3 et 4*), d'après laquelle le groupe des Infusoires astomes est un groupe artificiel, hétérogène, résultant de la convergence parasitaire de plusieurs phylums d'Infusoires, le caractère commun à ses représentants, résultant de l'atrophie plus ou moins complète de la bouche, cette régression étant la conséquence de la vie parasitaire des divers types qu'il renferme.

(1*a*) CASIMIR CÉPÈDE. Remarques à propos des communications de MM. CAULLERY et MESNIL, FAURÉ-FRÉMIET et description d'*Anoplophrya alluri*, Infusoire astome parasite de l'intestin d'*Allurus tetraedrus* Sav. C. R. Congrès A. F. A. S. Reims. Séance du 2 août 1907, p. 251, tome 1.

(1*b*) CASIMIR CÉPÈDE. Sur un nouvel Infusoire astome parasite des testicules des Etoiles de mer. — Considérations générales sur les ASTOMATA. C. R. Congrès A. F. A. S. Reims. Séance du 3 août, 1907, p. 258, tome 1.

(2) Dans un mémoire récent (Ueber ein parasitisches Infusor aus dem Darme von *Ophelia limacina* (Rathke) *Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd XC. 1908*), AWERINZEW a, par des recherches personnelles faites en dehors des recherches de CÉPÈDE, entièrement confirmé les vues de ce dernier sur la systématique et la phylogénie du groupe des Infusoires astomes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1) 1908. Awerinzew. — Ueber ein parasitisches Infusor aus dem Darme von *Ophelia limacina* (Rathke). *Zeistchr. für Wiss. Zool.* Bd, XC, 1908 (tirage à part). 1 pl.

2) 1907. Caullery et Mesnil. — Sur l'appareil nucléaire d'un Infusoire (*Rhizocaryum concavum* n. g., n. sp.,) parasite de certaines Polydores (*P. cœca et P. flava*). *C. R. Ass. fr. Avanc. Sc. Reims,* 1907, t. I, p. 250-251, 3 fig. texte.

3) 1907*a*. Cépède (Casimir). — Remarques à propos des communications de MM. Caullery et Mesnil, et Fauré-Frémiet et description d'*Anoplophrya alluri,* infusoire astome parasite de l'intestin d'*Allurus tetraedrus* Sav. *C. R. Ass. fr. Avanc. Sc. Reims,* 1907, t. I, p. 251.

4) 1907*b*. Cépède (Casimir). — Sur un nouvel Infusoire astome parasite des testicules des Etoiles de mer. Considérations générales sur les *Astomata. C. R. Ass. fr. Avanc. Sc. Reims,* 1907, t. I, p. 258.

5) 1907*c*. Cépède (Casimir). — La castration parasitaire des Etoiles de mer mâles par un nouvel Infusoire astome : *Orchitophrya stellarum* n. g., n. sp. *C. R. Ac. Sc. Paris,* 16, XII-1907.

6) 1907*d*. Cépède (Casimir). — L'adaptation au milieu marin d'*Orchitophrya stellarum* Cépède, Infusoire astome parasite des testicules des Etoiles de mer. *C. R. Ac. Sc. Paris,* 23, XII, 1907.

7) 1907. Fauré-Frémiet (Emmanuel). — L'*Anoplophrya striata* Duj. *C. R. Ass. Fr. Avanc. Sc. Reims,* 1907, t. II, p. 653.

8) 1880-1882. Kent (Saville). — A manual of the Infusoria. London, 1880-82. Atlas. 51 pl.

9) 1904. Léger et Duboscq. — L'*Anoplophrya Brasili* Leg. et Dub. *Arch. Zool. expérim.* (4e série), t. II, 1904, p. 337.

10) 1883. Maupas (Emile). — Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. *Arch. Zool. expérim.* (2e série), t. I, 1883.

11) 1909. Poyarkoff (Eraste). — *Cepedella hepatica*, cilié astome nouveau parasite du foie des Cyclas. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie.* Séance du 16 janvier 1909, t. LXVI, p. 96.

12) 1867. Quennerstedt. — Bidrag till Sveriges Infusorie fauna. *Acta Univ. Lundensis,* 1867, t. IV, n° 7,

13) 1902. Siedlecki (Michel). — L'*Herpetrophrya astoma*, n. g., n. sp., infusoire parasite des Polymnies. *Krakow. Rozpr. Akad.* Bd 42., 1902, p. 356-358. 1 pl.

Dr JAN TUR,
Assistant à l'Université de Varsovie

OBSERVATIONS SUR LA PERVERSION DE L'INSTINCT MATERNEL.

C'est un fait bien connu que celui de la perversion de l'instinct maternel chez les femelles de certains mammifères, qui les pousse à dévorer leurs rejetons, immédiatement après les avoir mis bas. Ce phénomène si étrange, d'ailleurs incompatible avec les prétendus « intérêts de l'espèce », a été maintes fois constaté chez les animaux domestiques : chiennes, chattes, truies. Mais, à ma connaissance, on n'en a jamais présenté une observation complète, permettant d'établir le sens vrai de cet acte. La présente note apporte quelques indications montrant que les conditions qui déterminent cette anomalie de l'instinct maternel sont liées aux soins les plus tendres dont les femelles entourent leurs petits.

L'occasion s'est présentée à moi d'étudier de près pendant quatre ans une chatte qui m'avait été donnée toute jeune par mon ami et confrère M. le Dr M. A. Przesmycki. La mère de cette chatte était une jolie angora blanche, tout à fait normale, mais douée d'une lascivité excessive, sous l'influence de laquelle elle bouleversait toute la maison au moment de la période du rut, se livrant à des sauts et des cris désordonnés. La jeune chatte-fille, provenant d'un père inconnu, mais sans doute d'une race commune — les angoras étant très rares à Varsovie — tient de sa mère la coloration blanche des poils, ceux-ci étant moins longs que ceux des angoras purs. Elle était d'une constitution plutôt chétive, mais normale dans l'ensemble, sauf une malformation congénitale légère assez curieuse : elle présentait un développement hétérotopique de poils à la face interne des paupières, de sorte que la cornée était exposée à des frottements incessants.

D'une humeur plutôt sauvage, la chatte montra comme sa mère

vers l'âge de la puberté des appétits sexuels très prononcés; sa première gestation aboutit à un résultat tout à fait imprévu : un jour, aux environs du terme, après une absence de quelques heures, la chatte reparut, les flancs flasques, les poils tachetés de sang et en proie à des vomissements violents. Il était évident qu'elle venait de mettre bas quelque part, sans qu'il fut tout d'abord possible d'en découvrir les traces. Le lendemain seulement, dans une armoire à vieux chiffons, on trouva des taches abondantes de sang; la seule conclusion possible était que la chatte avait dévoré ses petits.

Le fait attira mon attention et, dès la seconde gestation, qui survint bientôt après, j'observai de près les allures de l'animal. Vers le terme, je préparai une corbeille qui devait servir de « nid » pour la mise bas : la chatte s'en accommoda fort bien. Constatant l'apparition d'allures spéciales, je m'installai de façon à pouvoir tout observer sans déranger l'animal. Bientôt, le premier chaton apparut ; la mère se mit, comme d'habitude, à déchirer les annexes pour délivrer le fœtus, puis commença à dévorer le placenta et l'amnios; elle entama avec ses dents le cordon ombilical, mais, au lieu de s'arrêter vers la moitié de celui-ci, elle le suivit dans toute sa longueur, puis, parvenue au niveau de l'abdomen du petit, loin de s'arrêter, elle y implanta les dents provoquant une déchirure des parois par où sortirent les anses intestinales.

Alors, je retirai le cadavre du petit chat et j'attendis l'apparition du suivant : les mêmes actes se reproduisirent; je l'empêchai toutefois d'atteindre avec ses dents le ventre du nouveau-né, en sectionnant avec des ciseaux, d'un mouvement brusque, le cordon ombilical, et en retirant du nid le chaton vivant, que je mis de côté. Avec les trois petits suivants, la chatte aurait évidemment répété le même acte d'infanticide inconscient; mais, chaque fois, je lui enlevais le chaton. Lorsque le dernier chaton fut retiré du nid, la mère montra des signes non équivoques d'inquiétude, comme surprise de ne pas trouver sa progéniture autour d'elle. Je lui rendis alors l'un des chatons, mais avec des précautions suffisantes pour le protéger contre les dents de sa mère; je fus fort étonné de voir celle-ci se mettre, avec une tendresse tout à fait normale, à lécher et à allaiter le petit qu'elle avait failli dévorer quelques minutes auparavant. Rassuré par ce spectale, je rendis à la mère tous les autres chatons qui reçurent aussitôt les mêmes soins dont ils n'ont pas cessé d'être entourés jusqu'au terme normal de l'élevage.

Il est donc évident que la perversion de l'instinct est ici limité au moment où la mère sépare les petits de leurs annexes. Chez les femelles normales des Carnivores, l'« instinct » singulier qui les pousse à dévorer les annexes s'arrête au cordon ombilical; chez notre chatte anormale, l'« instinct » ne connaissait évidemment ces limites habituelles : peut-on dire qu'il s'agit ici d'une hypertrophie spéciale de cet instinct?

Un an après, notre chatte mit bas une nouvelle portée ; cette fois, sans que j'eus à intervenir, elle se comporta normalement; elle a élevé ses chatons avec tous les soins possibles. Cette « guérison » n'était qu'apparente ; la portée suivante (quatrième) subit le sort de la première. Il est inutile d'ajouter que ces variations de l'instinct échappent à toute analyse immédiate.

*
* *

La progéniture de notre chatte mérite de retenir l'attention, quoique à un autre point de vue. Dans chaque portée se trouvaient toujours des chatons de deux types tout à fait distincts : les uns étaient tous blancs, comme la mère ; les autres — à stries foncées sur fond gris, sans aucune tache blanche — ressemblaient évidemment au père. Il semble bien que nous ayons à faire à un exemple frappant d'hérédité unilatérale. Ajoutons que les chatons à ressemblance paternelle étaient tout à fait normaux : leur croissance s'effectuait bien vite et tout leur aspect était celui des chats ordinaires de la race commune. Au contraire, les chatons blancs présentaient tous les signes d'une dégénérescence évidente, se manifestant par des signes variés : les uns étaient atteints de la même malformation des yeux que nous avons observée chez leur mère ; les autres présentaient des signes d'une sorte de paralysie des membres postérieurs : ils se traînaient péniblement sur leurs pattes de devant, comme les animaux dont la moelle épinière a subi une lésion traumatique. Les autres, enfin, sans présenter de malformations définies, étaient tous d'une taille trop petite, d'une constitution chétive et mouraient au bout de quelques semaines.... En un mot, la lignée ressemblant à la mère s'est montrée tout à fait incapable de vivre.

Pourra-t-on considérer la malformation des paupières de la chatte anormale comme un « stigmate » de la dégénérescence de son

système nerveux, comme substratum des instincts pervers? Pourra-t-on chercher dans les chatons anormaux de la « lignée maternelle » des « stigmates » héréditairement transmis?.. Je serais plutôt porté à admettre qu'on ne saurait définir ici, pas plus qu'ailleurs, — des stigmates précis de « dégénérescence ». Il serait beaucoup moins risqué de dire simplement que nous avons ici à faire avec quelques troubles généraux d'équilibre organique, qui se révélaient par des malformations hétérogènes, aussi bien chez la femelle anormale, que chez ses descendants.

On a suffisamment abusé de cette notion si vague et imprécise des « stigmates anatomiques de dégénérescence ». Après les excellentes études critiques d'Etienne Rabaud [1] il est inutile d'insister sur ce point-là. Le déséquilibre du système nerveux de notre chatte infanticide pouvait bien être accompagné par telle ou telle malformation tératologique d'une façon purement accidentelle, concomitante, mais dont la présence n'était pas du tout obligatoire.

Varsovie, Mars 1909.

---

[1] Etienne Rabaud : « Les stigmates anatomiques de la dégénérescence mentale ». *Revue de l'Ecole d'Anthropologie*, 1904.

GEORGES BOHN.

LES VARIATIONS DE LA SENSIBILITÉ PÉRIPHÉRIQUE CHEZ LES ANIMAUX,

essai d'application de la chimie physique à la psychologie animale.

Importance des états chimiques internes en psychologie animale. — Tout être vivant, comme l'a dit Loeb, doit être considéré comme une *machine chimique*. Telle réaction est le résultat de l'action des masses de deux ou plusieurs substances actives, l'excitant qui la provoque apportant la quantité d'énergie nécessaire à l'accomplissement de l'action chimique, ou bien modifiant tout simplement les surfaces de contact entre les substances actives.

Pour comprendre les réactions qui ont lieu à un moment donné, il y a donc lieu de tenir compte, en outre des forces du milieu extérieur, des états chimiques internes.

Or, ceux-ci sont essentiellement variables ; ils varient, non seulement d'une espèce à l'autre, d'un individu à l'autre, mais encore, chez un même individu, d'un point du corps à l'autre, d'un instant à l'autre. L'état chimique interne d'un être vivant est modifié constamment par le milieu extérieur et par l'activité même de l'organisme ; l'état présent dépend de tout le passé de l'être.

On conçoit toute l'importance de la considération *états internes* en psychologie animale.

Il y a déjà 20 ans que Jacques Loeb a insisté sur leur intervention dans les réactions les plus simples dont il a examiné les mécanismes chez les animaux inférieurs. Ces jours-ci, il le rappelait encore dans la belle étude qu'il vient de consacrer aux tropismes (1).

(1) J. Loeb : *die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie*, Leipzig, 1909. Voir aussi : les Tropismes et la psychologie, *Revue des idées*, 15 octobre 1909.

« Dans les conditions naturelles, dit-il, l'héliotropisme n'apparaît dans la plupart des cas qu'à certains stades du développement ou à certains moments de la vie de l'être, en quelque sorte périodiquement.

« J'ai déjà mentionné que, chez les Aphides, les réactions héliotropiques ne se manifestent nettement que quand les insectes ont acquis des ailes et ont quitté la plante. L'influence des réactions chimiques internes est encore plus nette chez les chenilles de *Porthesia chrysorrhœa*. Ces chenilles éclosent en automne et passent l'hiver dans des nids; au printemps, et même en hiver si on élève la température, elles en sortent, chassées par la chaleur. Elles présentent alors un phototropisme positif des plus nets, et je n'ai trouvé chez aucun animal pris dans des conditions naturelles une sensibilité héliotropique plus accusée que chez les chenilles de *Chrysorrhœa*. Mais dès qu'elles ont mangé, leur héliotropisme positif disparaît et ne réapparaît plus même quand on les fait jeûner à nouveau. Il est évident que les échanges en rapport avec la nutrition ont conduit, directement ou indirectement, à une inhibition ou à une suppression définitive des réactions photochimiques que l'animal présentait auparavant. Chez les Fourmis et les Abeilles, l'héliotropisme positif apparaît sous l'influence d'autres facteurs. Il semble être déterminé par les produits des glandes sexuelles. Tandis que les Fourmis ouvrières ne présentent pas de réactions héliotropiques, chez les mâles et chez les femelles se développe à l'époque de la maturité sexuelle un héliotropisme positif des plus intenses. Il se forme donc des substances qui élèvent la sensibilité héliotropique et dont la proportion augmente avec le degré de maturité sexuelle. Kellog a constaté quelque chose d'analogue chez les Abeilles. Le fait que, pendant la maturation sexuelle, il se forme des substances particulières qui viennent influencer divers organes est bien connu. Ainsi, d'après Léo Loeb, les substances mises en liberté par la rupture d'un follicule ovarien sont susceptibles de rendre particulièrement sensible l'utérus même non gravide qui répond alors à toute excitation mécanique par la formation d'une caduque. Cet auteur a pu obtenir, par ce procédé, aussi souvent qu'il le voulait, la formation de caduques dans un utérus non gravide; or, sans la substance folliculaire, jamais on n'obtient ce résultat ».

Loeb montre ensuite la grande importance biologique des substances sensibilisatrices, qui proviennent du milieu extérieur ou

de l'activité interne elle-même (nutritive, reproductrice, locomotrice...).

Il signale que de nombreuses observations du même ordre se trouvent dans mes travaux et ceux de PARKER.

J'ai fait porter, en effet, tous mes efforts sur l'étude systématique des états chimiques internes ou « états physiologiques », et mes premières recherches dans ce sens ne datent pas d'hier.

Avant même de pénétrer dans le domaine de la psychologie comparée, j'envisageais déjà les faits biologiques du point de vue de l'éthologie. Dès 1897, je montrais que, chez les Crustacés, beaucoup de particularités des mécanismes respiratoires sont en relation avec les divers habitats et genres de vie. En 1902, j'insiste sur ce fait que des Arénicoles placées dans une masse de sable humide s'orientent différemment suivant les habitats dont ils proviennent, et en 1903 je m'efforce de dégager toute la portée biologique d'un autre fait, à savoir que les réactions des *Convoluta* changent d'intensité, et même de signe, suivant les heures de la marée. Mais c'est en 1904, à propos des Littorines [1], que j'ai surtout montré toute l'importance des états chimiques internes et des influences passées : les réactions diffèrent avec les habitats de diverses zones et les périodes des rythmes acquis ; il y a lieu de tenir compte des particularités individuelles, certains individus s'écartent en plus ou en moins du type moyen. En 1905, sur des Crustacés [2], je fais voir que l'état chimique est modifié après l'exposition prolongée à un excitant, à la lumière par exemple, et cela surtout quand il y a dans l'organisme des substances aussi instables que les pigments, dont le métabolisme est modifié par la lumière ; je fais voir encore que l'état chimique est modifié après une période d'activité. Il ressort de mes recherches sur les Actinies [3] (1906) que ces animaux gardent facilement les empreintes des agents extérieurs, de la lumière en particulier, et que leurs états physiologiques sont très variables, très instables. Chez les

---

(1) Voir *C. R. Académie des Sciences,* CXXXIX et *C. R. Société de Biologie,* LVII, et surtout : Attractions et oscillations des animaux sous l'influence de la lumière, *Institut gén. psychologique,* Mémoires I (avril 1905.)

(2) Voir : Impulsions motrices d'origine oculaire chez les Crustacés, *Institut gén. psychologique,* Bulletin V (1905.)

(3) Voir : les États physiologiques des Actinies, *Institut gén. psychologique,* Bulletin VII (1907.)

Etoiles de mer [1] (1907), comme chez beaucoup d'animaux précédents, j'ai tenu compte d'un certain coefficient individuel.

La lecture des travaux que je viens d'indiquer brièvement suffira pour montrer que j'ai envisagé les diverses variations des états internes qui sont en rapport : 1° avec les habitats, 2° avec les rythmes vitaux, 3° avec les individus, 4° avec des excitations plus ou moins prolongées, 5° avec des activités plus ou moins prolongées, etc.

Si je n'avais fait que mettre en évidence les variations des états internes, je ne me montrerais que fort peu satisfait ; j'ai cherché à montrer que cette *variabilité est soumise à certaines lois,* et j'ai eu la satisfaction de réussir dans certains cas. Là où j'ai subi des échecs, j'ai vu l'intervention de facteurs complexes, et j'ai la ferme conviction que d'autres arriveront à débrouiller ceux-ci, car je suis, j'ai toujours été fermement convaincu du déterminisme de tous les actes des animaux, quel que soit, bien entendu, le degré de leur perfectionnement organique.

Je ne me suis pas contenté de noter les divers états internes, j'ai cherché les causes qui les déterminent, et, dans certains cas, la connaissance de ces causes m'a permis de les faire apparaître à volonté ; par des traitements déterminés, j'ai façonné la matière vivante de certains organismes dans tel ou tel autre sens déterminé. Je crois qu'il ne peut pas y avoir de plus grande satisfaction pour un biologiste que celle de sentir qu'il devient maître plus ou moins du phénomène qu'il observe, et j'ai eu souvent à la pensée cette parole de Loeb, répétée par Giard : « L'analyse qui est nécessaire pour nous rendre maître des phénomènes de la vie fournit une base plus sûre que celle qui tend directement à les expliquer ».

Diverses manières d'envisager les états physiologiques. — Les divers « états physiologiques » se traduisent par les manières variées dont les animaux réagissent. Mais je crois qu'on n'est pas très avancé dans l'analyse des phénomènes, quand on dit : à l'état dit A correspond un mouvement M, et à l'état dit A' correspond un mouvement M'. Il faut chercher à définir les « états physiologiques » autrement que par les mouvements qui leur correspondent.

J'ai considéré les « états physiologiques » comme des *fonctions de plusieurs variables,* et j'ai cherché à dégager ces variables. Pour

---

[1] Voir : les Essais et les erreurs chez les Étoiles de mer et les Ophiures, *Institut gén. psychologique.* Bulletin VIII (1907.)

cela les considérations de la chimie physique introduites en psychologie animale par Jacques Loeb m'ont été des plus précieuses.

Dans certains cas simples, il arrive que l'état physiologique qui est en jeu est défini par la masse actuelle d'une certaine substance active qui se trouve dans l'organisme. Par exemple, l'état physiologique peut dépendre de la plus ou moins grande richesse d'un certain tissu en pigment.

On conçoit que, à cet égard, il y a à tenir compte des différences individuelles, certains individus se montrant plus actifs que d'autres à fabriquer le pigment ; de même les médecins ont à tenir compte des diathèses, des tempéraments individuels ; les individus riches en acide urique se comportent différemment des autres.

La masse de la substance active peut varier sous l'influence directe d'une des forces du milieu extérieur : ainsi, c'est un cas fréquent celui du pigment qui, exposé à la lumière, se détruit.

Les substances sensibilisatrices de Loeb agiraient, au contraire, en augmentant la masse de la substance active. Ainsi, parfois il suffit d'ajouter un peu d'acide pour rendre sensible à la lumière un animal qui ne l'était pas. Il semble que l'acide agisse à la façon d'un catalysateur. Stieglitz, en effet, a montré que, dans la catalyse de certains corps organiques, l'acide ne fait qu'augmenter la masse des substances qui subissent la transformation. Et Loeb admet, du moins, « provisoirement », que « l'acide rend les animaux plus fortement héliotropiques parce qu'il augmente la masse active de la substance photo-chimique. »

Du point de vue de la chimie physique, les variations des réactions en relation avec les états internes se comprennent aisément.

L'étude des états internes envisagée à ce point de vue ne peut être que très féconde. Malheureusement elle a été abordée également, dans ces derniers temps, par quelques auteurs non initiés aux notions de la chimie physique. Aussi, pour ceux-ci les états internes sont restés des choses mystérieuses. Ces états internes, ils laissèrent croire au grand public qu'ils les avaient découverts, et que devant eux la nouvelle psychologie devait échouer ; ces états internes, ils les présentèrent comme la faillite de la théorie des tropismes et autres théories analogues.

Les auteurs dont il vient d'être question peuvent se répartir en deux catégories.

Les uns désignent les états physiologiques par les lettres, A, B, C,

D,... et ne cherchent pas à les déterminer chimiquement et causalement, comme si aucune loi ne présidait au passage de l'un à l'autre, comme s'ils étaient les effets d'un pur hasard, ou les manifestations des caprices d'un individu, qui marquerait ainsi son affranchissement des forces du milieu extérieur. Ces auteurs s'attachent à décrire les mouvements « capricieux » des animaux, parlent d'« essais et erreurs ». Récemment encore l'un deux [1] s'étonnait que j'aie pu prévoir dans certains cas les réactions de mes animaux, soutenant, ce qui est inexact, que les états physiologiques ne peuvent être connus que par les mouvements correspondants : ce ne serait que quand le mouvement a lieu qu'on pourrait savoir si l'état interne a changé. Là se montre bien la mentalité des partisans de la théorie des essais et erreurs, qui ne se rendent pas compte que les états physiologiques sont déterminés *fatalement* par un certain nombre de circonstances passées auxquelles les animaux ont été soumis. Après une étude analytique préliminaire, on arrive parfaitement à prévoir que l'état interne s'est modifié dans un sens déterminé, et l'observation du mouvement n'est plus que le contrôle, qu'on ne doit jamais omettre d'ailleurs.

D'autres auteurs, encore moins pénétrés que les précédents de la culture scientifique, voient dans les états physiologiques quelque chose d'encore plus mystérieux, les manifestations de quelque pouvoir indépendant des forces physico-chimiques et dominant en quelque sorte la matière vivante, les manifestations de quelque être surnaturel : « volonté », « esprit », « psyché ». Au fond, les partisans de la théorie des essais et erreurs ne me paraissent pas envisager les choses d'une manière bien différente.

Modifications des états chimiques internes dues à l'activité même de l'organisme. — Je reviens à la chimie physique pour chercher à me rendre compte comment l'activité même de l'organisme peut entraîner des changements de l'état interne, qui à leur tour modifient cette activité.

Je vais considérer une activité et supposer que cette activité dépend des réactions réciproques dans l'organisme de substances chimiques actives ; j'envisagerai deux cas particulièrement intéressants.

1° L'activité considérée est la réponse à un certain excitant. A

---

[1] Voir *Psychological Bulletin*, 15 août 1909, p. 277.

mesure que les excitations se répètent, l'activité diminue d'intensité, comme s'il se produisait une désensibilisation de l'organisme vis-à-vis de l'excitant. Chaque excitation entraîne en effet une accélération de la vitesse des réactions dans les cellules sensorielles, les nerfs, les cellules nerveuses centrales, etc., et se traduit finalement pour l'organisme par un déficit d'une ou plusieurs substances particulièrement actives. D'une excitation à la suivante, si l'intervalle de temps entre deux excitations est faible, *le déficit va en s'accentuant*. L'appauvrissement des cellules en subtances actives se révèle précisément par l'affaiblissement de la réaction considérée, et finalement celle-ci cesse de se produire. Il y a là une sorte de « fatigue sensorielle », et il faut laisser le temps à l'organisme de reformer les substances actives, par la voie des processus habituels de nutrition, de se « reposer » comme on dit avec assez peu de précision.

J'aurai précisément l'occasion, au cours de ce travail, de discuter les diverses interprétations qui ont été invoquées pour expliquer ce fait devenu banal de l' « accoutumance aux excitants ». L'interprétation à laquelle conduisent les considérations de la chimie physique se montre plus satisfaisante que les autres pour un esprit vraiment scientifique.

2° L'activité considérée a lieu en dehors de l'appareil sensoriel, mais vient modifier par contre-coup les processus qui se passent dans celui-ci.

a) J. Loeb a montré que le fonctionnement de l'appareil locomoteur entraîne la formation dans l'organisme de substances chimiques qui y agissant comme des « catalysateurs » (voir plus haut), y jouent le rôle de « sensibilisateurs ».

b) Mais les mouvements, les déplacements des diverses parties du corps peuvent avoir une influence directe sur la vitesse des réactions chimiques qui se passent à la périphérie de l'organisme, et par conséquent sur les variations de la sensibilité périphérique.

C'est là le point de vue, tout nouveau je crois, que j'envisagerai dans ce court mémoire. J'espère que les quelques résultats que j'ai déjà obtenus suffiront à montrer son intérêt et toute son importance.

Variations de la sensibilité qui sont fonction des variations d'étendue de la surface du corps. — J'ai reconnu, en effet, qu'il y a des variations de la sensibilité qui sont fonction, non pas seulement

de l'étendue de la surface du corps (ce qui était plus ou moins connu), mais encore et surtout des variations de cette étendue.

variations de la sensibilité $= f\left(\frac{ds}{dt}\right)$, s étant la surface, t le temps.

Je me suis adressé pour le démontrer à des animaux aussi extensibles que les Polypes ; j'ai fait à cet effet de nombreuses expériences et observations sur ceux-ci pendant l'été 1908, à la station biologique d'Arcachon, et pendant le mois de septembre 1909, au laboratoire Arago, à Banyuls-sur-mer [1].

Mais j'ai pu étendre les résultats trouvés à d'autres animaux, et dès maintenant je crois qu'il y aura lieu d'en tenir compte dans beaucoup d'interprétations de la psychologie des animaux inférieurs.

Dès ce moment, je ferai remarquer, qu'à ce point de vue les animaux peuvent se répartir en trois grandes catégories.

1° Animaux tels que les Polypes, les Vers, dont la surface du corps peut subir des variations d'étendue parfois très considérables ; animaux qui présentent des extensions et des rétractions, totales ou partielles, très marquées.

2° Animaux tels que les Arthropodes, dont seulement certaines portions de la surface du corps (surfaces articulaires) peuvent subir des variations notables d'étendue.

3° Animaux tels que les Vertébrés, où la surface du corps tout entière, et où les surfaces sensorielles en particulier, ne varient guère d'étendue.

Il y a bien entendu des cas intermédiaires.

J'envisagerai ici seulement la première catégorie d'animaux, et plus spécialement les espèces suivantes :

Veretillum cynomorium Pall.
Pteroides griseum Bohadsch.
Heliactis bellis Ell. et Soland.
Cerianthus membranaceus H.

Les Vérétilles, ou colonies molles de Polypes, qui peuvent subir des extensions considérables et ensuite se rétracter et se réduire à presque rien, ont été pour moi un matériel des plus favorables.

---

(1) Je tiens à adresser mes plus vifs remerciements aux directeurs de ces laboratoires, MM. Jolyet et Sellier d'une part, MM. Pruvot et Racovitza d'autre part, pour l'accueil qu'ils m'ont fait et les facilités de travail qu'ils m'ont données.

I. Observations sur les Vérétilles.

Habitat et conditions de vie. — Les animaux que j'ai étudiés provenaient de fonds sableux situés à une certaine profondeur et avaient été ramenés par la drague ; mes observations ont été faites, par suite, dans des aquariums, à eau courante ou stagnante, garnis d'un fond de sable ; j'ai évité l'exposition à une lumière trop vive, qui s'est montrée très nuisible à ces organismes.

Sensibilité à la lumière. — Les Vérétilles, comme les Pennatules, sont sensibles à la lumière. Même à la lumière diffuse, quand l'éclairement est fort, *au bout d'un certain temps,* non seulement les Polypes sont rétractés, mais encore le volume de tout le corps a diminué considérablement ; l'ombre, au contraire, favorise l'extension de la colonie. Aussi, suivant les heures de la journée, l'aspect de l'aquarium change beaucoup. Tandis que la nuit, la plupart des colonies présentent une taille considérable et sont toutes couvertes de Polypes superbement épanouis, chaque matin, surtout dans les portions les plus éclairées de l'aquarium, beaucoup d'entres elles sont presque complètement ratatinées, le corps entier étant réduit à l'état d'un cylindre grêle et court, ou surgissant du sable sous l'aspect d'un petit mamelon ; toutefois un certain nombre des colonies, surtout parmi celles qui ne se sont pas implantées dans le sable, peuvent rester à l'état de turgescence. Petit à petit, au cours de la journée, si la lumière ne devient pas trop vive, les colonies ratatinées se gonflent d'eau, et à leur surface les Polypes s'épanouissent plus ou moins.

D'une manière générale, la sensibilité à la lumière se manifeste assez lentement, et, chez un même individu, il y a des variations de la sensibilité analogues à celles dont je vais parler.

Sensibilité aux attouchements. — Rien n'est plus variable que la sensibilité aux attouchements et aux secousses, et c'est là un fait tout-à-fait remarquable, qui a attiré, comme on le verra, longuement mon attention.

Je considère *une* Vérétille. A un certain moment, celle-ci se montre absolument insensible aux attouchements, que ceux-ci soient forts ou faibles, répétés ou non, qu'ils portent sur tel point ou sur tel autre du corps. Quelques heures après, bien que le milieu extérieur soit resté invariable et qu'au moins à première vue l'aspect

de la Vérétille ne soit pas changé, il n'en est plus de même : touche-t-on avec une aiguille l'un des huit tentacules d'un Polype, non seulement celui-ci se relève, mais encore les voisins font de même, et le Polype se ferme plus ou moins, son pédoncule s'inclinant sur le corps de la colonie ; touche-t-on un Polype, non seulement celui-ci se ferme en s'inclinant ou même se rétracte plus ou moins, mais encore la réponse s'étend à une étendue plus ou moins grande de la colonie. Le même animal, d'insensible qu'il était, est devenu d'une sensibilité exquise. Mais il y a un fait plus curieux encore : seules certaines régions du corps peuvent être sensibles, alors que les autres sont absolument insensibles; et, suivant les cas, le maximum de sensibilité est à la base, au milieu ou vers le sommet de la colonie.

Tout cela, au premier abord, paraît bien mystérieux. Rien n'est changé dans le milieu extérieur, rien n'est changé dans l'aspect de la colonie ; et, malgré cela, le corps, qui tout à l'heure était absolument insensible, a acquis, au moins dans une de ses régions, une grande sensibilité. Que s'est-il passé dans cet organisme ? qu'y a-t-il de modifié dans son état interne ? Certains trouveront sans doute qu'ils ont donné une explication suffisante en disant qu'un animal aussi inférieur qu'une Vérétille est aussi « capricieux » que l'un d'entre nous.

Au lieu de s'extasier sur l'identité des aspects de la vie psychique dans toute la série animale, il vaut toujours mieux poursuivre l'analyse expérimentale des faits. En observant pendant de longues heures une Vérétille, j'ai constaté que son corps peut subir des variations de volume, se contracter, se dilater de nouveau, et que la région qui devient sensible est celle qui vient de subir une élongation. D'ailleurs je vais revenir, en donnant des détails précis, sur ces faits.

Point sensible d'une colonie insensible. — Mais auparavant il me faut encore signaler que, sur une colonie insensible, il y a encore un point qui conserve quelque sensibilité. Ce point est l'extrémité libre du corps.

Souvent il m'est arrivé de porter des excitations mécaniques sur les diverses régions d'une colonie turgescente et sur les Polypes bien épanouis sans obtenir la moindre réponse ; le corps a alors l'aspect d'un long cylindre, hérissé de petits tubes terminés par des étoiles à

8 branches, sauf à une des extrémités qui est susceptible de s'enfoncer dans le sable et constitue le « pédoncule » ; or, si à l'extrémité opposée, on porte rapidement une longue série d'excitations (20, 50, 100 suivant les circonstances) on arrive à obtenir la rétraction des Polypes et finalement celle de la colonie tout entière, qui peut se ratatiner complètement.

Sensibilité géotropique de la pointe du pédoncule. — La rétraction ainsi obtenue est suivie presque aussitôt et d'une façon presque constante de la turgescence et de l'allongement progressifs du pédoncule, qui se recourbe vers le bas et peut pénétrer ainsi dans le sable, au cas où la colonie n'était pas fixée. Il semble que l'extrémité du pédoncule qui vient de s'allonger acquiert une sensibilité géotropique très marquée.

A cet égard, je vais considérer deux Vérétilles non enfouies dans le sable ; chez l'une le corps, y compris le pédoncule, est plus ou moins turgescent *depuis un certain temps;* chez l'autre le corps est rétracté, mais le pédoncule est en voie de turgescence, en train de s'allonger. Chez la première, le pédoncule, plus ou moins insensible bien qu'en contact avec le sable, ne se recourbe pas vers le bas pour s'y enfoncer ; chez la seconde, la portion du pédoncule qui vient de s'allonger, très sensible, se recourbe verticalement, même quand elle ne touche pas le sable.

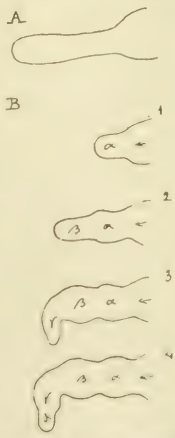


Fig. 1. — Gonflement progressif du pédoncule.

Dans la figure 1, en A, est représenté le pédoncule de la première Vérétille ; il y a déjà *longtemps* que son élongation a été obtenue, et sa pointe ne présente aucune tendance à l'orientation géotropique ; en B est figurée la série des élongations du pédoncule de l'autre Vérétille ; bientôt la pointe qui correspond à l'étirement en longueur le plus considérable s'infléchit vers le bas. Il est intéressant de remarquer qu'il se forme successivement des sortes d'ampoules : α, β, γ, δ, et que chaque ampoule une fois constituée reste invariable de longueur, l'étirement se faisant surtout aux dépens des téguments de l'extrémité.

Si l'on suspend dans la masse liquide la Vérétille, les mêmes phénomènes peuvent se produire ; ils sont donc indépendants du contact du sable. Après un certain temps, la pointe, qui ne s'allonge plus, perd progressivement sa sensibilité géotropique. L'expérience réussit très bien surtout avec une Pennatule (*Pteroïdes griseum*). *A mesure que la pointe du pédoncule s'étire, elle se sensibilise, et acquiert en particulier une sensibilité géotropique.*

La figure 2 est très significative à cet égard. En A sont représentés l'allongement et l'incurvation de la pointe du pédoncule d'une Pennatule, obtenus en 10 minutes environ. En B, on a tourné l'animal de 180° sur lui-même ; tout d'abord la pointe très sensible se rétracte et le pédoncule se gonfle un peu. Puis on la voit de nouveau s'allonger (au bout de 2 m) ; elle tend déjà à plonger vers le bas, mais la courbure contraire de la base du pédoncule gène cette tendance ; finalement celle-ci l'emporte (au bout de 15 m).

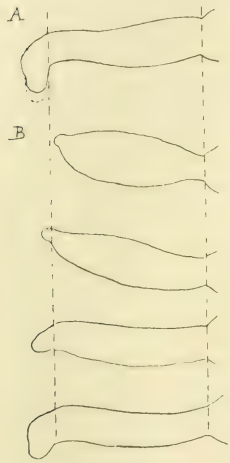


Fig. 2. — Orientation géotrosique de la pointe du pédoncule d'une Pennatule.

Enfouissement dans le sable. — Les phénomènes que je viens de décrire sont les phénomènes initiaux de l'enfouissement. Voyons maintenant les phénomènes qui suivent.

Je dois rappeler ici que M. Ch. Gravier a décrit récemment [1] l'enfouissement d'un animal voisin, une Virgulaire adaptée à la vie littorale, le *Scytaliopsis*.

Quelques minutes après que l'animal a été déposé sur le sable, l'extrémité en pointe mousse du pédoncule se recourbe verticalement vers le bas pour pénétrer dans le fond solide, et cela quelle que soit la face en contact avec le sol. « Pour s'enfoncer dans le sable assez compact, le pédoncule, dont la paroi est molle et flexible,

(1) Ch. Gravier : Sur la biologie des Virgulaires, *C. R. Ac. Sc.*, CXLII, p. 1556, 25 juin 1906.

doit prendre une certaine rigidité. On peut suivre, à travers la paroi semi transparente du corps, le mouvement du liquide de la cavité générale aboutissant à une turgescence suffisante pour permettre à la pointe de creuser une petite dépression dans le sol. Cet afflux de liquide dans la cavité pédonculaire résulte de l'activité des fibres musculaires longitudinales qui s'étendent dans toute l'étendue du corps. La turgescence peut être maintenue, au gré de l'animal, grâce à la contraction des fibres circulaires que possède la région située immédiatement au-dessus du pédoncule.... La turgescence dure peu ; lorsqu'elle a été utilisée, le liquide accumulé à l'extrémité inférieure reflue vers le sommet du rachis. »

Je vais décrire maintenant les faits que j'ai observés sur le *Veretillum cynomorium*. Une première figure (fig. 3) indique les mécanismes qui président au gonflement du pédoncule. Le corps, encore très contracté sur lui-même et ne présentant aucun Polype saillant, s'est scindé un certain nombre d'ampoules pulsatrices, qui se déplacent lentement vers le pédoncule ; à un certain moment la dernière (3) chasse le liquide qu'elle contient dans le pédoncule (qui se gonfle d'autant) et s'évanouit ainsi, tandis qu'à l'autre extrémité il s'en reforme une nouvelle (1′). Et les choses recommencent toute une série de fois de la même façon. Il faut remarquer : 1° que la longueur A B reste constante (¹), que les points A et B restent en place : seul le pédoncule s'allonge et se gonfle, sa pointe s'enfonçant dans le sable ; 2° que les pulsations se font rythmiquement (²).

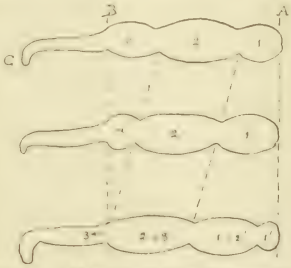


Fig. 3. — Mécanisme de la turgescence du pédoncule.

C'est là la deuxième phase de l'enfouissement, la première étant celle décrite dans le paragraphe précédent.

Je vais décrire la troisième phase, qui est le redressement progressif du pédoncule et de la colonie toute entière.

(¹) Dans une observation, AB. = 5cm 5, alors que la partie horizontale avait 2cm environ.

(²) Dans une observation, la nouvelle ampoule s'est formée à 10h 3m, 7m, 11m, 15m, 19m, 23m, 27m, 31m.

La pointe du pédoncule est complètement turgescente ; il ne peut plus s'y accumuler de liquide. Le nouveau liquide qui afflue, — les pulsations du corps que je viens de décrire continuant sans modification essentielle (la longueur A B et le rythme ne varient toujours pas) —, semble refluer maintenant vers le corps. En réalité le pédoncule continue à s'allonger et à se dilater progressivement de sa pointe à sa base. *Chaque segment de ce pédoncule qui vient de se distendre se redresse comme s'il acquérait lui aussi une plus grande sensibilité géotropique :* le redressement général de la colonie qui en résulte se fait ainsi par une série de redressements partiels successifs qui ont lieu rythmiquement (1). Pour se rendre compte du mécanisme en question, il suffira de consulter la figure ci-jointe (fig. 4) ; dans la première, c insuffisament gonflé, n'est pas encore redressé ; dans la seconde, ce segment a subi son extension maxima et a pris une direction verticale.

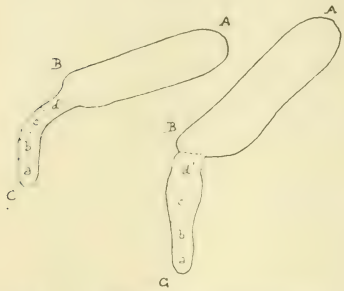


Fig. 4. — Turgescence et redressement progressifs du pédoncule.

Une fois qu'on est arrivé au stade représenté par la dernière figure, le corps commence lui-même à se gonfler, par un mécanisme analogue ; l'élongation a lieu progressivement de la base au sommet, et les Polypes s'épanouissent.

Sensibilisation progressive par turgescence. — La turgescence du corps de la colonie se fait progressivement de la base au sommet, et en même temps les parois du corps se sensibilisent. Chaque tronçon du corps qui vient de s'allonger et de se dilater au maximum acquiert une grande sensibilité vis-à-vis des excitants mécaniques, et en particulier vis-à-vis de la pesanteur ; aussi tend-il à se redresser. Le phénomène commence par le tronçon qui est près du pédoncule, puis s'étend progressivement aux tronçons suivants. A mesure que

(1) Dans l'expérience citée plus haut, le rythme de 4m se poursuivait encore.

le corps se gonfle et s'allonge, la zone sensible s'étend davantage, la limite extrême s'éloignant progressivement du pédoncule, et l'axe de la colonie se redresse, atteignant parfois la verticale.

La figure 5 représente une Vérétille en voie de turgescence. Dans toute la portion BS qui vient de se gonfler et de se redresser, la sensibilité en très grande, surtout du côté de B. Une secousse entraîne la rétraction, momentanée, plus ou moins complète des

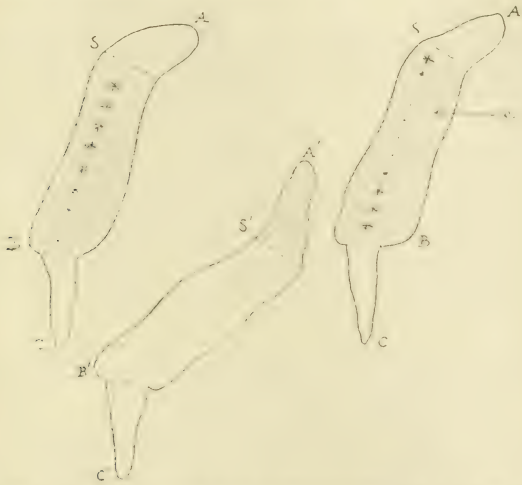


Fig. 5 et 6. — Sensibilisation (A B) et désensibilisation (A′ B′) d'une Vérétille (La partie sensible est ombrée dans la figure).

Polypes : le pédoncule s'incline vers le haut, se raccourcit, la couronne se ferme. Le maximum du phénomène a lieu en B, le minimum en S ; il en résulte qu'après la secousse l'aspect de la colonie se modifie (momentanément) progressivement de B en S, c'est-à-dire d'une extrémité à l'autre de la région sensible. Si on porte une excitation sur le corps en E, on voit les Polypes se coucher et se fermer dans le voisinage, mais le phénomène gagne plus rapidement vers l'arrière, plus sensible que vers l'avant, moins sensible.

Dans la région sensible, chaque Polype est très sensible aux attouchements ; quel que soit le point où l'excitant exerce son action, (en

haut, en bas, sur les côtés), le Polype s'incline vers en haut. Nous retrouverons un fait analogue en considérant les réactions des tentacules du Cérianthe.

La sensibilité géotropique n'est qu'un cas particulier de la sensibilité vis-à-vis des agents mécaniques. Les portions les plus sensibles sont celles qui tendent le plus à se redresser. Si le corps se trouve quelque peu incliné, une excitation portée en S peut produire le redressement en B.

Désensibilisation progressive. — Après un certain temps, la désensibilisation succède à la sensibilisation. Elle commence aussi à se manifester près de la base (B), et elle gagne progressivement le sommet (A).

La figure 6 représente une Vérétille en train de se désensibiliser. La région sensible s'étend de A à S′, le maximum de sensibilité est en A, le minimum est en S′. Toute la région B S′ s'est désensibilisée progressivement, et en même temps elle s'est inclinée, ayant perdu la sensibilité géotropique. La pointe, au contraire, se redresse surtout sous l'influence des excitations. Là les Polypes sont encore très sensibles.

Petit à petit S′ recule vers le sommet. Comme cas limite, on a une Vérélille insensible, sauf au niveau de la pointe. C'est le cas que j'ai considéré plus haut (p. 490.)

Manières de réagir des Polypes. — La sensibilité d'un Polype varie en général comme celle de la région correspondante du corps (de la colonie). Quand le corps est dressé verticalement, les Polypes qui se trouvent plus ou moins horizontalement sont sensibles aux moindres attouchements et se redressent vers le haut, contre le corps. Quand le corps est couché horizontalement, les Polypes plus ou moins verticaux sont peu ou pas sensibles ; si on réussit à les faire rétracter, on constate que les Polypes peuvent se rabattre un peu dans toutes les directions (nous verrons plus tard l'importance de ce fait) ; de plus, après un nouvel épanouissement, ils sont souvent plus sensibles ; mais, après quelques excitations successives suivies de rétraction, il y a insensibilisation complète. Nous retrouvons là le fait de l'accoutumance aux excitants ; les Polypes de Vérétille se comportent comme les tentacules de Cérianthe. Je discuterai donc plus loin la signification de ces faits.

Résumé. — En résumé, les Vérétilles présentent un phénomène très frappant, très curieux : elles se sensibilisent et se désensibilisent alternativement. La sensibilisation accompagne la turgescence, et se fait, comme elle, progressivement, de la pointe à la base du pédoncule (de C en B), puis de cette base à l'extrémité de la colonie (de B en A) ; à mesure que le pédoncule devient sensible, il tend à prendre la direction de la verticale, car la sensibilité géotropique n'est qu'un cas particulier de la sensibilité vis-à-vis des excitants mécaniques, et de là résulte l'enfouissement ; à mesure que le corps se sensibilise, il tend également à se redresser, et petit à petit la Vérétille, déjà implantée dans le sable, devient un cylindre vertical tout couvert de Polypes épanouis. Mais, au bout d'un certain temps, la désensibilisation succède à la sensibilisation : le corps qui devient insensible s'incline plus ou moins et parfois se déracine. Dans les aquariums, à l'abri des excitations violentes, il peut rester longtemps ainsi. Des excitations répétées, surtout sur le sommet, finissent par déterminer la rétraction totale, à laquelle succède l'enfouissement. Et la série des phénomèmes recommence.

Les Polypes se comportent comme les tentacules d'une Actinie (voir plus loin).

II. Quelques considérations de chimie physique à propos des faits précédents.

Les faits les plus essentiels à retenir sont ceux-ci : 1° Chez une Vérétille, là où vient de se produire une augmentation de surface, la paroi du corps devient très sensible ; autrement dit : il y aurait une sensibilisation par extension de la surface du corps. 2° Celle-ci n'est que passagère ; au bout d'un certain temps, la paroi du corps redevient insensible.

Je vais examiner quelques *hypothèses* qui me sont venues à l'esprit pour expliquer ce double phénomène.

Les phénomènes de sensibilité, de motricité, de réactivité d'une façon générale, sont les résultantes de phénomènes chimiques qui ont lieu dans des cellules disposées en séries.

Pour bien comprendre ces phénomènes, il faudrait pouvoir établir le *bilan chimique* de chaque cellule. Pendant la production d'un de ces phénomènes, dans une cellule donnée, plusieurs substances réagissent entre elles ; elles se détruisent plus ou moins, mais elles

ne tardent pas à se reformer grâce aux processus habituels de nutrition. La vitesse des réactions considérées dépend des masses en présence et de leur positions réciproques, et aussi des quantités de l'énergie fournie par le milieu extérieur (lumière par exemple). Quand une excitation vient s'exercer sur la cellule, la vitesse des réactions se trouve modifiée.

Je vais considérer un cas très simple, en quelque sorte schématique.

Une cellule (C) de la paroi du corps se trouve intercalée entre le milieu extérieur (*Me*) et le milieu intérieur (*Mi*), comme le représente la figure 7 (1). Je supposerai que les réactions chimiques qui sont en jeu dans le phénomène considéré ont lieu entre les granules d'une substance particulièrement active (*a*) d'une part et l'oxygène du milieu extérieur d'autre part.

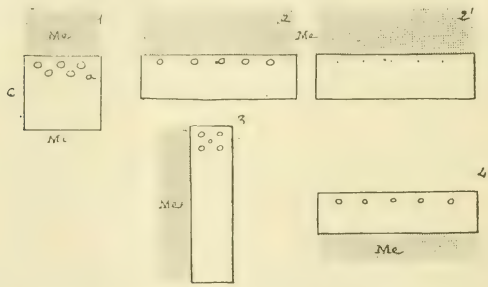


Fig. 7. — Diverses modifications d'une cellule entraînant une variation de la vitesse des réactions chimiques.

Un certain nombre de *modifications* de la cellule entraîneront forcément une variation dans la vitesse des réactions chimiques.

Parmi ces modifications, je citerai : 1° une modification de forme, 2° une simple modification d'orientation, 3° des secousses imprimées à la cellule, etc.

1° *Modification de forme* (2, 2'). — Je suppose que, par exemple, par suite de l'extension de la surface du corps, la cellule s'étale en quelque sorte (2). La surface de réaction entre la substance *a* et l'oxygène du milieu extérieur se trouvera augmentée ; par suite il y aura accélération des réactions chimiques.

Mais si la cellule conserve sa nouvelle forme (2′), une tendance contraire ne tardera pas à se manifester. Par suite de l'accélération des réactions, *a* se détruira plus vite que normalement, et la surface de réaction diminuera, en sorte que la vitesse des réactions tendra aussi à diminuer. Quand l'appauvrissement en substance active aura atteint un certain degré, les réactions chimiques se ralentiront. Et, enfin quand ce ralentissement sera suffisamment prononcé le phénomène qui dépendait des réactions chimiques considérées cessera de se produire.

On peut voir dans ce cas particulier une nouvelle application à la biologie d'une des lois générales de la mécanique et de la physique, la *loi des phénomènes réciproques*, loi qui s'énonce ainsi : « Lorsqu'une action produit sur un corps en équilibre une modification d'état, celle-ci est accompagnée, dans des conditions très générales, d'un phénomène secondaire, dit phénomène réciproque, qui réagit sur l'action initiale » ; le sens du phénomène réciproque est toujours tel qu'il tend à s'opposer à la continuation de la modification produite [1].

2° *Modification de position* (3, 4). Je vais supposer que la cellule (2) prenne les positions (3) et (4), et que les granules de la substance active *a* sont d'un poids spécifique inférieur à celui du protoplasma. Ceux-ci viendront occuper des positions telles que les réactions provoquées par l'oxygène venant du milieu extérieur diminueront d'intensité.

Dans les cas de (2) et de (4), la cellule occupe des positions inverses par rapport à la pesanteur ; dans le premier cas, la vitesse des réactions chimiques considérées est plus grande que dans le second ; il est évident que le rapport entre la vitesse des réactions dans le premier cas et la vitesse des réactions dans le second cas est d'autant plus grand que la cellule est plus allongée et contient plus de substance active.

Nous venons de voir comment une variation de forme ou de position d'une cellule peut entraîner une variation de vitesse des réactions chimiques qui s'y passent, variation d'abord d'un certain signe, puis de signe contraire, d'après la loi des actions réciproques.

---

[1] J'ai montré de nombreuses applications de cette loi, dans mon livre : la *Naissance de l'intelligence*, Bibl. de Philosophie scientifique, 1909 ; voir chapitre « La lutte contre la variation » (p. 160 et suivantes).

Or, le même résultat est obtenu si on imprime des secousses à la cellule [1].

3° *Secouage.* — Il suffit d'imprimer une secousse à la cellule C pour accélérer, momentanément du moins, les réactions chimiques considérées. La contraction momentanée de la cellule agit comme une secousse. A ce sujet, on peut faire l'hypothèse suivante : les réactions des granules de la substance active *a* seraient limitées par l'accumulation autour d'eux des produits de réaction ; il se formerait autour de chaque granule une auréole de substances diverses, sorte d'écran qui ne se dissiperait que lentement, par diffusion ; or, toute secousse de la cellule, tout brassage de son contenu, contribuerait plus ou moins à l'évanouissement de l'écran, et par suite à l'accélération des réactions ; mais naturellement, dans ces conditions, l'écran se reforme très vite, et à l'accélération des réactions ne tarde pas à succéder leur ralentissement.

Les quelques considérations qui précèdent peuvent-être appliquées à la compréhension de ce qui se passe chez les Vérétilles. Les phénomènes de « sensibilisation » et de « désensibilisation » que j'ai observés chez ces animaux dépendent certainement des variations de vitesse des réactions chimiques qui ont lieu dans les cellules épithéliales, dans les cellules du réseau nerveux, et dans les fibres musculaires. Il est bien évident que dans ces éléments les choses ne sauraient se passer aussi simplement que je l'ai supposé dans la cellule schématique C, afin que l'on puisse suivre plus facilement mon raisonnement. Mais peu importe : nous avons supposé deux masses actives en présence ; qu'il y en ait N, le raisonnement se trouve encore applicable [Il y aurait à tenir compte en particulier de ce que le milieu intérieur, Mi, s'altère progressivement après la turgescence].

Au point de vue de la chimie physique, je vais examiner les faits nouveaux que j'ai fait connaître.

1° *Après l'extension de la paroi du corps, celle-ci se sensibilise, puis au bout d'un certain temps se désensibilise.* — La sensibilisation correspond en effet à l'accélération des réactions chimiques dans les divers éléments cellulaires de la paroi du corps qui ont subi une extension ; mais l'accélération ici est telle [2] qu'assez rapide-

---

(1) Et aussi si on l'hydrate, si on élève sa température.

(2) L'extension de la paroi du corps étant souvent très considérable.

ment, d'après la loi des phénomènes réciproques, lui succède un ralentissement; d'où précisément la désensibilisation.

2° *Quand le corps ou un Polype est dirigé horizontalement, la sensibilisation est plus prononcée sur la face supérieure que sur la face inférieure.* Ceci tient à ce que deux éléments quelconques qui se correspondent à la face supérieure et à la face inférieure occupent des positions inverses (2 et 4 de la figure 7); l'élément supérieur où la vitesse des réactions est, comme nous l'avons vu, plus grande, est plus sensible.

3° Le *géotropisme* est la conséquence de cette dissymétrie. Pendant la désensibilisation, il s'affaiblit également. Mais quand des secousses ramènent une sensibilité *passagère*, il tend à se manifester de nouveau.

Je reviendrai plus loin sur la limitation de la sensibilisation. On pourra m'objecter que je fais appel à des hypothèses qu'il est difficile de vérifier. Je répondrai que: 1° ces hypothèses, non seulement expliquent les faits connus, mais permettent chaque jour d'en trouver de nouveaux; ce sont des « hypothèses de travail », très fécondes; 2° l'étude de la phosphorescence chez les Vérétilles et les Pennatules donne une certaine réalité à ces hypothèses (je compte revenir ultérieurement sur ce point).

III. Observations sur un Cérianthe.

Depuis longtemps déjà le Cérianthe a attiré l'attention des zoologistes et des biologistes; en 1784 Spallanzani en parlait longuement dans une lettre adressée à Ch. Bonnet [1]; un siècle plus tard, entre les mains de J. Loeb [2], il s'est montré un matériel de choix pour les investigations de la biologie moderne.

C'est un Polype voisin des Actinies et tubicole; il secrète une sorte de mucus qui s'agglutine en un tube, où il demeure d'une façon constante et où il trouve protection quand son corps se rétracte sous l'influence de certaines excitations.

Il a un aspect un peu à part, archaïque en quelque sorte. Or, dans un travail récent, un savant pour lequel les Actiniaires n'ont plus

---

[1] *Memoria di matematica e fisica della Societa italiana di Verona.* II, 2e p., p. 627, 1784.

[2] Voir J. Loeb : *la Dynamique des phénomènes de la vie,* Paris, 1906.

guère de secrets, M. Faurot [1], vient de montrer les caractères qui le rattachent aux formes disparues des temps primaires.

Habitat. — Spallanzani avait observé le Cérianthe dans le golfe de la Spezzia, renommé pour ses eaux tranquilles; cet animal y vit dans les endroits calmes à une très faible profondeur, sa bourse protectrice adhérant aux plantes marines. J. Haime, à qui l'on doit un mémoire devenu classique sur le Cérianthe [2], l'a étudié dans le port de Mahon, où les conditions d'habitat sont les mêmes. Ce sont encore ces conditions que tout récemment Cerfontaine [3] signale à Naples. A Banyuls, où les eaux sont souvent très agitées, les scaphandriers ramènent le Cérianthe des profondeurs.

Dans mon séjour au laboratoire de Banyuls, j'ai pu observer pendant trente jours consécutifs le magnifique individu qui constitue le plus bel ornement d'un des aquariums depuis plus de dix ans. Depuis ce temps, autour de lui les conditions de vie ont été presque constantes : la composition et la température de l'eau varient peu et toujours progressivement et lentement, la pression est parfaitement déterminée ; dans la salle semi-obscure où se trouve l'aquarium, les contrastes nycthéméraux sont fort atténués.

Ce qui nous gêne quand nous étudions un animal marin, c'est que souvent nous connaissons trop imparfaitement son passé ; or, les réactions actuelles, comme je l'ai montré à maintes reprises, dépendent de ce passé. Cet individu, dont on connaît dix ans de sa vie passée, m'a paru un excellent sujet pour mes expériences ; je me suis donc empressé d'observer cet animal, sans le sortir de son milieu, apportant seulement à l'instant de l'expérience les modifications nécessaires.

Sensibilité à la lumière. — Celle-ci a été étudiée par Haime dans son mémoire. Quatrefages [4] a signalé la rétraction momentanée des Edwardsies quand on projette sur elles une lumière vive ; tout se passe, dit-il, « comme si, après avoir cédé à un premier mouvement

---

(1) L. Faurot : Affinités des Tétracoralliaires et des Hexacoralliaires, *Annales de Paléontologie*, IV, 1909.

(2) J. Haime : Mémoire sur le Cérianthe (Cerianthus membranaceus), *Ann. Sc. Nat., 3.*, 4e s, I, p. 341-389, 2 pl.

(3) P. Cerfontaine : Contribution à l'étude des Cérianthides, *Arch. de Biologie*, XXIV, p. 653-707, 15 septembre 1909.

(4) *Ann. Sc. Nat., 3.* 2e s., XVIII, p. 76, 1842

de surprise, ces Actinies s'étaient habituées à une impression qui n'avait d'ailleurs pour elles rien de désagréable ». D'après HAIME, les Cérianthes se comportent de la façon suivante. « Lorsque l'on a fait tomber brusquement sur eux quelques rayons de soleil, ils relèvent aussitôt et rapprochent les tentacules, mais ils ne les étendent ensuite que très incomplètement. Il était visible que cette sensation les gênait et qu'ils ne s'y accoutumaient qu'avec difficulté. » Dans le port de Mahon, où ils sont presque à fleur d'eau, quand le ciel était sans nuages, ils ne s'épanouissaient pas avant que le soleil ait perdu son éclat.

Pendant toute une série de jours, le Cérianthe de l'aquarium de Banyuls m'a paru très peu sensible à la lumière ; il restait aussi bien épanoui le jour que la nuit, se rétractant d'une façon tout à fait indépendante de l'éclairement ; ses tentacules remuaient à peine sous l'influence de forts contrastes d'éclairement (le jour ou la nuit). Toutefois j'ai fini par trouver un moyen de rendre mon Cérianthe excessivement sensible à la lumière, moyen qui m'avait déjà réussi avec des Actinies.

J'ai augmenté l'épaisseur de la couche d'eau qui le surmontait ; je noterai ici le résultat global, sans discuter si seul le facteur pression intervient ou non. A partir de ce moment, pendant un certain nombre de jours, le Cérianthe se rétractait le matin pour s'épanouir le soir et la nuit. Le 25 septembre, le Cérianthe est rétracté à 6 heures du matin ; je fais l'obscurité aussi complète que possible en fermant les rideaux noirs, il s'épanouit. A 8 h. 20, j'écarte brusquement les rideaux : le disque effectue un mouvement vers la lumière, et à 8 h. 28, l'animal est presque complètement rétracté. Alors je fais de nouveau l'ombre, et à 8 h. 38 il y a un nouvel épanouissement. J'ai répété à plusieurs reprises cette expérience ainsi que le jour suivant : elle a toujours réussi, alors que pour une épaisseur d'eau moindre elle ne réussissait pas. Pourtant la différence des niveaux ne dépassait pas 10 centimètres.

Réactions des tentacules aux attouchements. — Il y a deux sortes de tentacules : les tentacules labiaux, pigmentés, grêles et serrés les uns contre les autres autour de la bouche, et les tentacules marginaux, opalescents, plus ou moins turgescents, et disposés sur 4 surfaces coniques s'évasant progressivement.

J'étudierai ici seulement les réactions de ces derniers.

Spallanzani préférait les appeler « cornes » à cause de leur analogie avec celles du Limaçon. D'après lui, ils ont tous la même structure, sont contractiles, remplis d'un liquide ayant le goût de l'eau de mer, et présentent à leur extrémité un orifice pouvant donner issue à ce liquide.

En 1829, Wilhelm Rapp [1], constate qu'ils ont la propriété d'adhérer aux objets qu'ils rencontrent.

Haime a ajouté quelques détails aux observations précédentes. Le fluide qui occupe la cavité interne des tentacules est agité de mouvements assez énergiques, analogues à ceux que de Quatrefages a observés chez les Edwardsies, la cavité présente d'ailleurs un revêtement de cils vibratiles. A l'extérieur, il y a des nématocystes, et, une fois que les tentacules ont saisi les aliments, ils les rabattent vers la bouche, sans que l'animal effectue de mouvements généraux. Les tentacules serviraient à la respiration, et seraient encore des organes des sens et de préhension des aliments; enfin les œufs pourraient s'y développer.

Haime insiste sur la contractilité extrême de tous les tissus; les fibres musculaires auraient un diamètre de $\frac{1}{100}$ de millimètre, notamment plus épaisses que celles des Edwardsies $\left(\frac{1}{150}\right)$ et des Actinies ordinaires $\left(\frac{1}{300}\right)$; les contractions et dilatations, totales et partielles, de la paroi du corps et des tentacules déterminent la chasse et la rentrée de l'eau, la diminution et l'augmentation de volume.

Loeb a insisté sur l'importance de la turgescence des tentacules dans les phénomènes de croissance.

Voici les faits que j'ai observés (fig. 8) :

Au point de vue des réactions aux attouchements, il faut distinguer plusieurs régions dans le tentacule.

1° La pointe se montre très peu sensible ;

2° A mesure qu'on s'éloigne d'elle, la sensibilité se développe : un attouchement peut déterminer l'ondulation ou l'enroulement en spirale du fin filament qui constitue à ce niveau le tentacule;

3° Dans les deux derniers tiers, tout attouchement produit en général la flexion du tentacule vers la bouche.

---

(1) *Nova acta academiæ curiosorum naturæ.* XIV, 2e p., p. 653, 1829.

Et, fait important à noter, *le rabattement se produit de la même façon que l'excitation porte sur la face interne, externe, ou latérale.*

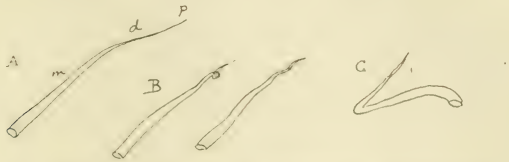


Fig. 8. — Réactions d'un tentacule de Cérianthe aux attouchements.

Le mouvement se trouve indépendant de la direction de l'excitant, comme d'une manière générale dans les phénomènes dits de sensibilité différentielle.

Encore un fait à noter : très rarement, la réaction a un retentissement sur les tentacules voisins ; *chaque tentacule réagit pour son compte,* et cela même quand on porte toute une série d'excitations sur le même tentacule [1].

Variabilité de la sensibilité d'un tentacule. — Dans ce dernier cas, il semble que la sensibilité du tentacule subisse des variations, qui suivent une loi déterminée. Il y a d'ailleurs plusieurs types de variations ; avant de les examiner, voyons la manière générale d'opérer.

Pour porter une excitation, on applique toujours contre la même région du tentacule une même surface, et dès que celle-ci adhère on la détache. Le tentacule se replie plus ou moins vers la bouche : la flexion peut n'être que passagère et peu prononcée ; mais le tentacule peut aussi disparaître complètement parmi les tentacules labiaux, réapparaître et se relever lentement. Avant de porter une nouvelle excitation, il faut laisser le tentacule revenir à sa position normale, c'est-à-dire à la même position que les tentacules qui l'avoisinent à droite et à gauche.

1er type. — Le plus fréquemment, dans ces conditions, les effets des excitations successives vont tout d'abord en croissant pour

[1] Dans certains cas quelques excitations successives, portant sur le même tentacule, ou simultanées portant sur divers tentacules, peuvent entraîner la rétraction totale de l'animal ; mais la réaction est loin d'être constante ; elle paraît dépendre de plusieurs facteurs, en particulier de l'alimentation.

diminuer ensuite. Finalement le tentacule devient insensible aux attouchements.

Dans ce type rentrent les cas A et A' représentés dans la figure ci-jointe (fig. 9.), et bien d'autres que j'ai trouvé inutile de noter ici.

2e *type*. — Supposons que la période pendant laquelle les effets croissent augmente, nous aurons le second type (B).

Le cas considéré est tout à fait remarquable ; les effets et les intervalles vont en croissant $\frac{1}{2}$ $\frac{3}{4}$ $1\frac{3}{4}$ 59 13 37.

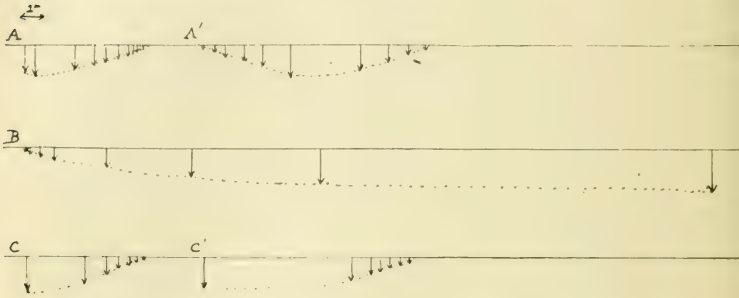


Fig. 9 — Excitations successives d'un tentacule de Cérianthe ; variation des effets (représenté par les flèches). Les temps sont portés en abscisses (échelle indiquée en haut).

3e *type*. — Supposons, au contraire, que cette période manque totalement, nous aurons le 3e type (C C'). Ici le tentacule devient assez rapidement insensible aux attouchements.

C' a été pris le même jour que B et sur le même tentacule.

En faisant de très nombreuses expériences, j'ai remarqué que le 2e type était très fréquent anx premières heures du jour et que le 3e type, au contraire, l'était au dernières heures. *D'une façon générale* (1), *plus l'animal a reçu de lumière, plus la désensibilisation par des excitations successives se fait rapidement.*

C'est là le fait le plus important qui ressort de mon étude sur le Cérianthe.

---

(1) L'alimentation ne m'a pas paru intervenir d'une façon nette, en ce qui concerne les réactions des tentacules ; pour celles de la colonne, il n'en a pas été de même; je reviendrai plus tard sur ce point.

IV. Considérations de chimie physique appliquées aux faits précédents.

Le fait de la désensibilisation produite par la répétition suffisamment prolongée d'une même excitation est absolument général. On a parlé d' « accoutumance à l'excitant », de « fatigue », ce qui n'est pas très précis, de « mémoire », ce qui est absurde...; en réalité, ce fait est la conséquence forcée de la loi de l'action des masses qui domine actuellement toute la chimie physique.

Une excitation détermine l'accélération de certaines réactions chimiques, et par suite une consommation plus grande des substances actives; celles-ci ne se reforment plus assez vite, par suite leurs masses diminuent, ce qui entraîne un ralentissement des réactions. Il est vrai qu'il y a lieu de tenir compte de l'introduction ou de l'augmentation de masse de certaines substances qui se forment dans les réactions elle-mêmes; deux cas sont possibles : 1° ces substances sont inhibitrices des réactions, et le ralentissement ne fait que s'accentuer; 2° elles sont excitatrices des réactions, mais, si une accélération des réactions se manifeste, celle-ci n'est pas durable : les masses des substances actives, même accrues par des phénomènes secondaires, finissent par s'épuiser.

Ce que je viens de décrire peut se passer dans les divers éléments cellulaires qui interviennent dans les réactions des animaux aux excitants : cellules périphériques, cellules nerveuses centrales, fibres musculaires. Mais on conçoit facilement que dans les cellules périphériques exposées directement aux contrastes du milieu extérieur les variations de vitesse des réactions chimiques qui en résultent soient plus marquées. L'appauvrissement en substances actives causé par des excitations répétées s'y produit plus rapidement. Il peut y avoir insensibilisation périphérique alors que les muscles peuvent encore très bien fonctionner. Si on employait le mot de « fatigue », il faudrait préciser, et parler de « fatigue sensorielle », de « fatigue nerveuse centrale », de « fatigue musculaire ».

De plus, il ne faut pas oublier que, dans les cas considérés, le ralentissement des réactions chimiques n'est que le résultat, forcé d'ailleurs, d'une accélération première de ces réactions, et que l'insensibilité succède à une sursensibilité. Il y a deux phases qui se suivent invariablement, mais, suivant les circonstances, la première

peut être très éphémère, ou au contraire durer plus ou moins longtemps.

Les tentacules de Cérianthe, qui réagissent vis-à-vis des excitants mécaniques chacun pour son compte, se prêtent particulièrement à l'étude des effets de ces excitants. Les figures 9 sont d'un intérêt tout particulier : elles montrent que la première phase, celle pendant laquelle les effets s'accroissent, peut être, suivant les cas, ou assez longue, ou courte, ou tout à fait éphémère. *L'épuisement des masses actives se produirait beaucoup plus rapidement après un éclairement prolongé du Cérianthe.* Il semble qu'il soit légitime d'admettre que parmi les substances particulièrement actives se trouve une substance chimique photo-sensible *a* qui se détruirait sous l'influence de la lumière. On conçoit facilement qu'un tentacule riche en substance *a* se comporte différemment d'un tentacule pauvre en cette substance.

V. Observations sur les Heliactis bellis.

Il ressort de toutes mes observations antérieures sur les Actinies que les substances photo-chimiques ont chez ces animaux une importance biologique considérable. Du point de vue de la chimie physique, beaucoup de réactions des Anémones de mer se comprennent aisément. J'ai trop peu de place ici pour rattacher les résultats anciens de mes recherches aux résultats nouveaux. A Banyuls, tout récemment, j'ai étudié particulièrement les *Heliactis bellis*, et je vais signaler quelques faits qui se rattachent à ceux que je viens de faire connaître dans les pages précédentes.

Sensibilité à la lumière. — Dans les aquariums, les *Heliactis bellis* sont épanouies le jour et ont tendance à se fermer dès que la nuit vient ; cette tendance se réalise plus ou moins, mais au bout d'un temps variable les *Heliactis* s'« accoutument » à l'obscurité. Le jour, la colonne présente fréquemment des courbures héliotropiques, analogues à celles que j'ai étudiées sur les *Actinoloba dianthus* (1). En général le disque vient faire face à la lumière ; après une rotation de 180° la nouvelle orientation est obtenue à la suite de toute une série d'oscillations. (A noter que l' *Heliactis* fixée en un endroit ne se déplace guère, contrairement à beaucoup d'autres Actinies).

(1) G. Bohn : les États physiologiques des Actinies, *loc. cit.*

Toutes les Actinies que j'ai étudiées, y compris l'*Actinia equina*, sont très sensibles aux variations d'éclairement, mais les unes ont tendance à se fermer le soir, tandis que les autres ont tendance à se fermer le matin ; outre les différences spécifiques, il y a lieu de tenir compte parfois, dans une même espèce, des différences d'habitat.

Les *Anthea cereus* se comportent à peu près comme les *Heliactis bellis* ; chaque soir, à la baisse du jour, les tentacules deviennent flasques et tombent ; les marins disent que « les Orties de mer (nom vulgaire de ces animaux) *dorment* la nuit ».

J'ai décrit les rythmes nycthéméraux de l'*Actinia equina*, souvent altérés au moment de l'émersion de l'habitat, par suite des conditions si variables qui s'y trouvent alors réalisées. A Banyuls, toutes les perturbations se trouvent éliminées, et les *Actinia* présentent, comme je le montrerai dans une prochaine publication, un rythme nycthéméral des plus nets : toutes se fermant le jour et s'épanouissant la nuit, et cela aussi bien dans les aquariums que dans l'eau agitée et aérée qui bat les rochers littoraux ; le rythme persiste quelques jours à l'obscurité continue. La sensibilité à la lumière est des plus fines : il suffit d'approcher une bougie d'une Actinie épanouie pour qu'elle se ferme.

Sensibilité aux attouchements. — Le disque péribuccal des *Heliactis* peut s'étaler largement et présente plusieurs cercles de tentacules assez courts. Si on excite un tentacule interne, il se rabat en dedans et se rétracte plus ou moins ; parfois les tentacules plus externes se rabattent vers lui ; parfois même des tentacules plus externes encore se rabattent vers ceux-ci ; le bord du disque forme ainsi un pli plus ou moins accentué, et dirigé vers le centre.

Le même pli peut se former quand on excite un tentacule externe.

Quand les excitations se succèdent à de très courts intervalles, le pli s'accentue, et peut persister un certain temps après la cessation. La réponse, purement locale, ne s'étend pas aux parties voisines du disque ; mais elle peut être suivie d'une rétraction générale de l'animal.

Ce dernier effet est plus sûrement obtenu en excitant la colonne, surtout vers la base.

Sensibilisation succédant à une rétraction et à un nouvel épanouissement. — Quand une *Heliactis* reste épanouie un certain temps, ses tentacules deviennent souvent peu sensibles ; mais il

suffit d'exciter la base de la colonne, et de laisser l'Actinie qui vient de se rétracter s'épanouir de nouveau, pour que les tentacules retrouvent une partie au moins de leur sensibilité ; après plusieurs contractions suivies de dilatations, l'effet peut s'accentuer encore, mais, comme toujours, la sensibilisation a une limite et peut être suivie d'une désensibilisation. Je citerai quelque faits précis.

A 2 h. 35, une *Heliactis*, fixée dans une masse de tubes de Serpules, est bien étalée dans une eau courante. Divers attouchements sur la périphérie du disque, certains assez marqués, ne produisent que de très légères incurvations du bord couvert des tentacules. Je détermine la rétraction. A 2 h. 45, l'Actinie est de nouveau bien épanouie : le moindre attouchement détermine alors un plissement très prononcé. (Il faut, bien entendu, attendre le complet épanouissement). A 2 h. 55, après une nouvelle rétraction provoquée et un nouvel épanouissement, l'effet a été encore plus marqué.

Résultats semblables, un autre jour, avec une autre *Heliactis*, fixée sur le fond de l'aquarium.

7 h. 20, 4 excitations sur le pourtour ➛ légères inflexions du bord ; puis rétraction provoquée ➛ épanouissement.

7 h. 35, 4 excitations sur le pourtour ➛ inflexions plus prononcées et plus faciles ; puis rétraction provoquée ➛ épanouissement.

7 h. 50, 4 excitations sur le pourtour ➛ relèvement du bord.

Insensibilisation locale d'une Actinie. — Si on porte des excitations répétées sur une région déterminée, et si celles-ci sont convenablement espacées on peut obtenir au bout d'un certain temps l'insensibilisation de la région vis-à-vis de l'excitant employé. Le phénomène observé rappelle de tous points l'insensibilisation des tentacules du Cérianthe ; il dépend également de l'état physiologique de l'animal. Quand le sujet s'y prête, il suffit de 4 à 10 excitations espacées de quelques minutes, 15 à 20 minutes en tout, pour obtenir l'insensibilisation d'un point déterminé du disque péribuccal ou de son pourtour. J'ai même obtenu l'insensibilisation d'un point de la base de la colonne étalée sur le support : un point peu éloigné avait conservé toute sa sensibilité.

Résumé. — 1° Après un repos prolongé, le corps devient plus ou moins insensible, mais avec l'activité la sensibilité revient plus ou moins. 2° Des excitations répétées portant sur une région finissent

souvent par déterminer l'insensibilisation de la région vis-à-vis de l'excitant.

Là nous retrouvons encore les faits d' « accoutumance à l'excitant », de « fatigue vis-à-vis de l'excitant » ; mais ce qui est remarquable, c'est que la « fatigue » est tout à fait superficielle et locale.

VI. Quelques remarques sur la rétraction des Annélides tubicoles.

Un exemple classique d' « accoutumance à l'excitant » est fourni par les Annélides tubicoles, dont les rétractions rappellent celles des Polypes.

J'ai déjà de nombreuses observations sur cette question, je ne puis ici que faire quelques remarques la touchant et relatives aux variations de la sensibilité périphérique.

Sabellides et Serpulides. — En ce qui concerne la rétraction dans leurs tubes, les Sabellides paraissent beaucoup plus capricieuses que les Serpulides. En réalité, chez les premiers animaux il y a plus de variables en jeu que chez les seconds. On en entreverra peut-être la raison dans le passage suivant de M. DE SAINT-JOSEPH [1].

« Les Serpulides sont les mieux protégés des Annélides tubicoles tant par leur tube calcaire que par leur opercule qui les met à l'abri. Seuls parmi eux, ceux qui manquent d'opercule (*Protula, Protis, Salmacina*) et ceux qui n'ont pas de membrane thoracique (*Chitinopoma, Hyalopomatus*) sont dans des conditions inférieures, car si l'opercule en bouchant le tube empêche les ennemis d'entrer dans la place, la membrane thoracique très mince et parcourue par de nombreux vaisseaux capillaires aide à la respiration en cas de perte des branchies et en attendant la régénération qui est plus lente et plus difficile que chez les Sabellides comme l'a remarqué ÖRLEY.

« Chez les Sabellides le tube est plus large, moins imperméable, souvent ouvert aux deux bords, et l'eau y circule plus librement, activée par les cils vibratiles plus développés du sillon copragogue ; lorsqu'ils perdent les branchies, la respiration cutanée est donc mieux assurée que chez les Serpulides. Pour suppléer au manque d'opercule, ils peuvent se retirer pour s'abriter dans leurs tubes

---

(1) DE ST-JOSEPH : Annélides Polychètes des côtes de Dinard, *Ann. Sc. Nat.*, 3, 7e S. XVII, p. 265 (1894).

beaucoup plus profondément que les Serpulides (sauf les Spirorbis), mais malgré tout ils sont plus exposés. Aussi sont-ils souvent envahis par des Copépodes parasites ».

Le déterminisme des phénomènes étant plus simple à analyser chez les Serpulides, il est tout naturel que les travaux les plus intéressants, à notre point de vue, soient ceux relatif à ces animaux.

Effets des excitations lumineuses et mécaniques, d'après Ada Yerkes. — A. Drzewina et moi [1] nous avons attiré l'attention sur le mémoire de Mme Yerkes [2] et montré son intérêt. Cet auteur a bien posé la question et a insisté sur la modifiabilité des réactions. Deux faits sont à noter tout particulièrement. 1° Quand l'excitation lumineuse (diminution de l'intensité de la lumière) se répète à des intervalles courts et irréguliers, le ver répond d'abord par une rétraction, mais ensuite il ne réagit plus ; quand les intervalles sont plus longs, les réponses sont plus nombreuses. 2° En faisant alterner les stimulations lumineuses et les stimulations mécaniques, on obtient des réponses plus fréquentes que normalement vis-à-vis de ces premières.

L'auteur se demande s'il y a *fatigue* dans le premier cas, *apprentissage* dans le second cas. Je reviendrai tout à l'heure sur cette discussion.

Inconvénient des dispositifs expérimentaux compliqués. — Récemment J. Loeb [3] dénonçait le danger de certains dispositifs trop compliqués. « Parmi les interprétations erronées, certaines sont probablement dues à ce que les auteurs, au lieu de se placer dans des conditions physiques simples, compliquent les expériences, employant par exemple, dans le but d'obtenir une diminution progressive de l'intensité lumineuse, des prismes remplis d'encre de Chine. Dans la demi-obscurité ainsi obtenue, l'intensité de la lumière reste souvent au-dessous ou au voisinage du seuil de l'excitation, et les auteurs tombent dans l'erreur que nous avons signalée précédemment au sujet de l'influence de faibles intensités lumineuses. »

Pour étudier les rétractions par obscurcissements, on pourrait être tenté d'opérer le soir avec une source de lumière artificielle

---

(1) *Institut général psychologique,* Bulletin, 1907.

(2) Ada W. Yerkes : Modifiability of behavior in Hydroïdes dianthus. *Journ. of compar. Neurol. a. Psychol.,* XVI, p. 33-105.

(3) Les tropismes et la psychologie, p. 265.

constante devant laquelle pourrait s'abaisser un écran. Mais il serait alors nécessaire de se demander si ces conditions spéciales n'ont pas une certaine influence sur les réactions, et si les réactions le soir sont les mêmes que le matin ou l'après midi.

Résultats de quelques-unes de mes expériences personnelles. — Mes animaux étaient placés en un point déterminé d'une pièce éclairée toujours de la même façon (fenêtre invariable) par la lumière venue du dehors. Quand le ciel est sans nuages (ce qui est fréquent dans le midi) les variations d'éclairement se font progressivement et lentement, se répétant sensiblement les mêmes d'un jour à l'autre.

Dans ces conditions, j'ai constaté que, dans l'étude des rétractions provoquées des Serpules, il y avait lieu de tenir compte de la quantité de lumière reçue avant et pendant l'expérience.

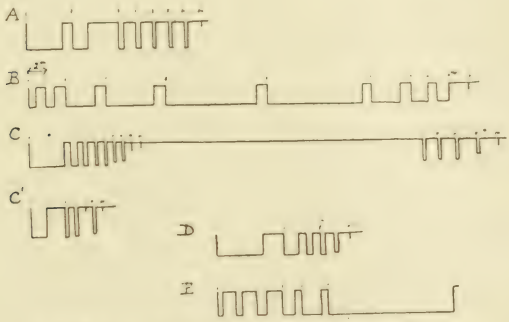


Fig. 10. — Excitations successives d'une Serpule.

Quelques-unes des figures ci-jointes (fig. 10) sont intéressantes à cet égard. A, B, C représentent les rétractions d'un même individu provoquées par des obscurcissements (ceux-ci sont indiqués par de petites flèches). En A, on voit les effets s'affaiblir progressivement; en B, il n'en est pas de même: les effets ont augmenté pendant un certain temps avant de diminuer; or, A représente une expérience faite à 9 heures du matin à la lumière diffuse du jour (ciel clair), et B représente une expérience faite le même jour à 4 heures du soir et à la lumière solaire directe. Le lendemain, le ciel étant couvert on a obtenu C et C', à 2 et à 5 heures du soir: les effets sont

décroissants, et l'influence d'une longue cessation d'excitation est manifeste.

J'ai provoqué également les rétractions par un léger mouvement de bascule, toujours le même, du bocal, et j'ai constaté également que, suivant les circonstances, tantôt les effets allaient en décroissant (D), tantôt ils commençaient par croître (E) (E′). Il y a des différences suivant les éclairements passés et présents, et suivant les individus, en particulier suivant la richesse en pigments des panaches céphaliques.

J'exposerai dans la suite plus en détails ces expériences ; pour le moment je me contente d'indiquer certains facteurs dont il faut tenir compte, et des faits qui se rapprochent de ceux observés chez le Cérianthe.

Voici pour moi le plus essentiel : *Soumis à des excitations répétées, l'animal, suivant les circonstances, ou bien se désensibilise progressivement, ou bien commence par se sensibiliser pour se désensibiliser ensuite. Il y a lieu de tenir compte des substances photochimiques et de l'action passée et présente de la lumière sur ces substances.*

Ici encore les considérations de la chimie physique s'appliquent parfaitement bien. Il me semble qu'elles doivent satisfaire un esprit scientifique plus que les discussions où interviennent les mots de « volonté », de « personnalité », de « fatigue », de « mémoire »,.... d' « adaptation ».

VII. Adaptation et équilibres chimiques. — Conclusions.

Peur, fatigue ou mémoire. — C'est un fait bien anciennement connu que celui de la rétraction d'un animal qui habite un tube ou une coquille sous l'influence d'une ombre portée ou d'un choc. On a vu là la manifestation d'un sentiment qui se rencontrerait aussi bien chez les animaux inférieurs que chez les animaux supérieurs, la « *peur* ». Après quelques excitations, l'animal cesse de se rétracter. Pour expliquer ce dernier phénomène, les uns ont invoqué la « *fatigue* », d'autres la « *mémoire* ». Mme Ada Yerkes a fort justement montré qu'il ne peut s'agir de fatigue, entendue fatigue musculaire. Quand l'animal ne répond plus à une excitation, il suffit de l'exciter plus fortement ou autrement pour qu'il se rétracte encore plusieurs fois de suite sans fatigue apparente. Mais, s'il n'y a pas

« fatigue musculaire », ne pourrait-il pas y avoir une sorte de « fatigue sensorielle », résultat des modifications des réactions chimiques au sein des cellules périphériques, modifications qu'il serait précisément intéressant d'étudier avec le concours de la chimie physique. Dans l'hypothèse « mémoire », l'animal, après quelques excitations, se *souvient* de ces excitations, se *rend compte* qu'elles ne sont pas dangereuses pour lui ; il n'a plus peur, il ne se rétracte plus ; mais si on cesse les excitations, il oublie bien vite, et l'apprentissage est à recommencer.

On ne saurait trop s'élever contre une manière aussi archaïque d'envisager les choses.

Je rappellerai ici qu'un simple tentacule de Cérianthe se comporte comme l'animal que nous venons de considérer. Excité, il se recourbe vers la bouche ; après plusieurs excitations il ne réagit plus, et pourtant ses muscles ne paraissent pas fatigués. Les premières fois, il a été trompé : il a eu peur sans raison, ou bien il a cru avoir touché une proie et a voulu la ramener vers la bouche ; bientôt, il s'aperçoit de la méprise et ne réagit plus.

On pourra me faire observer qu'on peut concevoir la « mémoire » d'une façon moins anthropomorphique. Je reprendrai donc la discussion à ce sujet tout à l'heure quand je me placerai au point de vue de la chimie physique.

Adaptation. — Avant je ferai remarquer que les auteurs qui parlent de « mémoire » parlent en général aussi d' « adaptation ».

Que faut-il entendre par ce mot? Une réponse générale serait difficile à donner ; tâchons de la donner pour les cas particuliers envisagés ici.

1er *Cas.* — Un Annélide étale son superbe panache dans l'eau ; dans le voisinage des Poissons vont et viennent ; l'ombre projetée, le remous de l'eau avertissent l'animal du danger qu'il court : il se rétracte ; mais après un certain nombre d'excitations, il ne se rétracte plus, et son panache est dévoré facilement. Est-ce vraiment là une adaptation ?

On m'objectera que les choses ne se passent peut-être pas ainsi. Je rappellerai la discussion soutenue par Marc de Selys-Longchamps dans sa belle monographie de *Phoronis* (1). Dans la mer, on trouve

(1) M. de Selys-Longchamps : Phoronis. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XXX, 1907.

souvent des Phoronis dont le panache est en voie de régénération. Cori, qui signale ce fait (*Zeit. Wiss. Z.*, LI, 480, 1890), rapporte que, d'après les pêcheurs de Faro, près de Messine, les Phoronis sont mutilées par de petits Poissons qui se saisissent brusquement de leur lophophore épanoui. E. Schultz (*Zeit. Wiss. Z.*, LXXX, p. 391 et 473, 1903) ne croit pas que ce soit possible, car il est extrêmement difficile de couper, avec des ciseaux, la tête des Phoronis épanouies. Malgré leur désaccord, Cori et Schultz paraissent convaincus que tout est bien « adapté » dans la nature. Pour Cori, la faculté de régénération serait « adaptative ». Pour Schultz, l'autotomie serait une « réduction », et l'adaptation résiderait dans la faculté de se retirer brusquement dans le tube. de Selys-Longchamps critique la théorie de la « réduction », et ne croit pas que, dans le cas de la rétraction, l'adaptation soit si parfaite que cela. Il est possible que les Poissons soient plus habiles que nous et qu'ils puissent saisir les panaches céphaliques des animaux tubicoles. Un fait semble le prouver : chez *Phoronis psammophila*, on trouve dans le lophophore un petit Distome au stade cercaire ; il est probable qu'il passe dans le Poisson qui mange l'extrémité supérieure des Phoronis et qui s'infecte ainsi.

Après avoir excité un certain nombre de fois de suite le panache céphalique d'un Annélide, il devient possible de le couper ; c'est là une conséquence de la loi de l'accoutumance aux excitants, que j'ai fait intervenir souvent dans ce mémoire, en l'interprétant du point de vue de la chimie physique. Ce fait, rapproché de celui signalé par Cori, montre combien est imparfaite la prétendue adaptation.

2e *cas.* — L'adaptation semble être plus parfaite dans le cas des tentacules de Cérianthe. Si une petite proie touche un tentacule, celui-ci y adhère et se rabat vers la bouche, y amenant ainsi la nourriture ; si une proie plus volumineuse heurte le panache ou détermine un remous de l'eau qui le secoue, tout l'animal se rétracte dans sa bourse protectrice. Mais l'aspect des choses change si on fait la remarque suivante. Un tentacule de Cérianthe, c'est un petit tube cylindrique, en partie musculaire, plus ou moins gonflé d'eau, à direction inclinée sur la verticale ; or, sur le corps des Vérétilles se trouvent d'autres petits tubes cylindriques, en partie musculaires, plus ou moins gonflés d'eau ; ce sont les Polypes. Eh bien ! Quand ceux-ci ont occupé pendant un certain temps une position inclinée sur la verticale, ils réagissent de la même façon

que les tentacules de Cérianthe, se rabattant vers le haut, contre le corps de la colonie; dans ce cas, il est difficile de trouver la signification utilitaire de la réaction. Celle-ci dépend de l'orientation du Polype; que le Polype devienne un certain temps vertical, il pourra se rabattre dans une autre direction. En considérant que les Polypes de Vérétille, que les tentacules de Cérianthe sont revêtus d'un épithélium sensible et que les réactions chimiques ont une vitesse différente sur la face supérieure et sur la face inférieure (voir plus haut, p. 501), tout s'explique, et on ne peut pas concevoir que la réaction puisse avoir lieu autrement. Rappelons enfin que Loeb ayant fait apparaître chez une Actinie une couronne de tentacules dans une région où il n'y avait pas de bouche a vu ces tentacules se rabattre vers une bouche qui n'existait pas.

On est en général beaucoup trop préoccupé de la « valeur adaptative » des réactions; on perd ainsi beaucoup de temps, on arrive le plus souvent à des résultats illusoires. Il serait beaucoup plus sage de chercher à pénétrer dans le mécanisme des actes.

Pendant longtemps encore nous aurons beaucoup de peine à nous dégager des idées qui ont été imposées à l'esprit des biologistes de la génération d'hier par le triomphe de la théorie de la sélection naturelle. Les explications tirées de cette théorie sont d'un emploi commode; ce n'est pas une raison pour s'en servir. Les biologistes feront toujours une meilleure besogne en cherchant des explications dans la chimie physique.

Qu'on me permette de citer ici un fait personnel. En 1904, étudiant les petites Littorines des hauts niveaux, j'ai reconnu qu'il suffit de les faire ramper à la face inférieure d'un support, la tête en bas, pour que le signe de leur phototropisme change. Depuis cinq ans, j'ai cherché en vain l'explication de ce phénomène; en désespoir de cause, j'avais fait intervenir une habitude contractée dans la nature et adaptée aux conditions de vie de l'animal. Toutefois je n'étais pas bien convaincu, car l' « adaptation » me paraissait factice. Voici comment je conçois maintenant les choses. Considérons la rétine du Mollusque dans le cas où celui-ci rampe la tête en haut et dans celui où il rampe la tête en bas; représentons-les schématiquement (fig. 11); si nous admettons l'existence dans les

Fig. 11. — Schéma des cellules rétiniennes dans deux positions inverses.

cellules de substances de poids spécifique différent, forcément la distribution de ces substances dont dépend la vitesse des réactions, ne sera pas la même dans l'un et l'autre cas. Or, tout se passe comme si dans le second cas la vitesse des réactions chimiques de la rétine avait considérablement diminué, et ceci entraîne le changement de signe.

Equilibres chimiques. — Lorsqu'un équilibre s'est établi entre plusieurs masses actives, il suffit de produire une variation de masse, *dm.* pour le rompre, mais après l'augmentation d'une des masses ou l'introduction d'une masse nouvelle, il se produit des phénomènes secondaires qui tendent à supprimer au moins une partie de la masse surajoutée. C'est là une des lois fondamentales de la chimie physique, loi qui préside au retour à l'équilibre.

Il y a bien des façons différentes de détruire l'équilibre chimique d'une cellule ; on peut faire varier la *température*, l'*éclairement*, la *pression*,... c'est-à-dire l'énergie du milieu extérieur ; mais lors de l'activité de l'organisme, le même résultat peut être obtenu par une modification de *forme* ou de *position* de la cellule, ou encore par les *secousses* imprimées à celle-ci.

On a beaucoup étudié jusqu'ici l'intervention de facteurs tels que la température et la lumière ; celle du facteur pression ressort de mes travaux récents, et on trouvera dans ce travail (p. 503) un nouveau fait le concernant. Mais ici j'ai surtout cherché à montrer comment l'équilibre chimique des cellules détruit par un changement de forme ou de position (voir p. 498-9) se rétablit. L'accélération de vitesse des réactions est plus ou moins rapidement suivie du ralentissement de vitesse : il en résulte qu'une région qui s'est sensibilisée ne tarde pas à se désensibiliser. Avec les Vérétilles, on passe de la sensibilité la plus fine à l'insensibilité complète.

L'« accoutumance aux excitants » n'est qu'une désensibilisation produite par une série d'excitations répétées : elle est le résultat de l'épuisement en certaines substances actives. C'est une sorte de « fatigue sensorielle » ; cela n'a rien de commun avec la « mémoire ». Sous ce dernier mot, on a compris souvent des choses bien différentes. Certes j'admets qu'il y a une mémoire élémentaire, cellulaire ; mais son mécanisme physico-chimique est certainement autre que celui de l'« accoutumance aux excitants » telle que nous l'avons envisagé ici.

Dans ce dernier cas, il s'agit d'un appauvrissement en certaines substances actives, appauvrissement qui disparaît assez rapidement, et évidemment suivant une loi précise, quand on cesse les excitations ; la désensibilisation est la conséquence forcée de la *loi des phénomènes réciproques,* qui a tant d'applications en chimie, de la *loi d'action des masses,* qui domine la chimie physique ; c'est grâce à elle que l'équilibre troublé tend à se rétablir tel qu'il était ; elle apparaît comme une manifestation de la *constance* des choses. Dans le cas de la mémoire élémentaire, il doit s'agir d'une modification, plus ou moins durable, des substances actives, qui entraîne un équilibre chimique différent ; la mémoire apparaît comme une manifestation de *l'évolution.*

J. Loeb, dans son récent travail sur les tropismes, montre que la loi d'action des masses s'applique à ces manifestations des êtres vivants. De ce travail, il ressort que la même loi intervient dans les phénomènes les plus simples dits de sensibilité différentielle. Là, où certains voient une « adaptation » plus ou moins parfaite, il n'y aurait qu'une conséquence forcée des lois des équilibres chimiques, et le résultat n'est pas forcément favorable à l'animal.

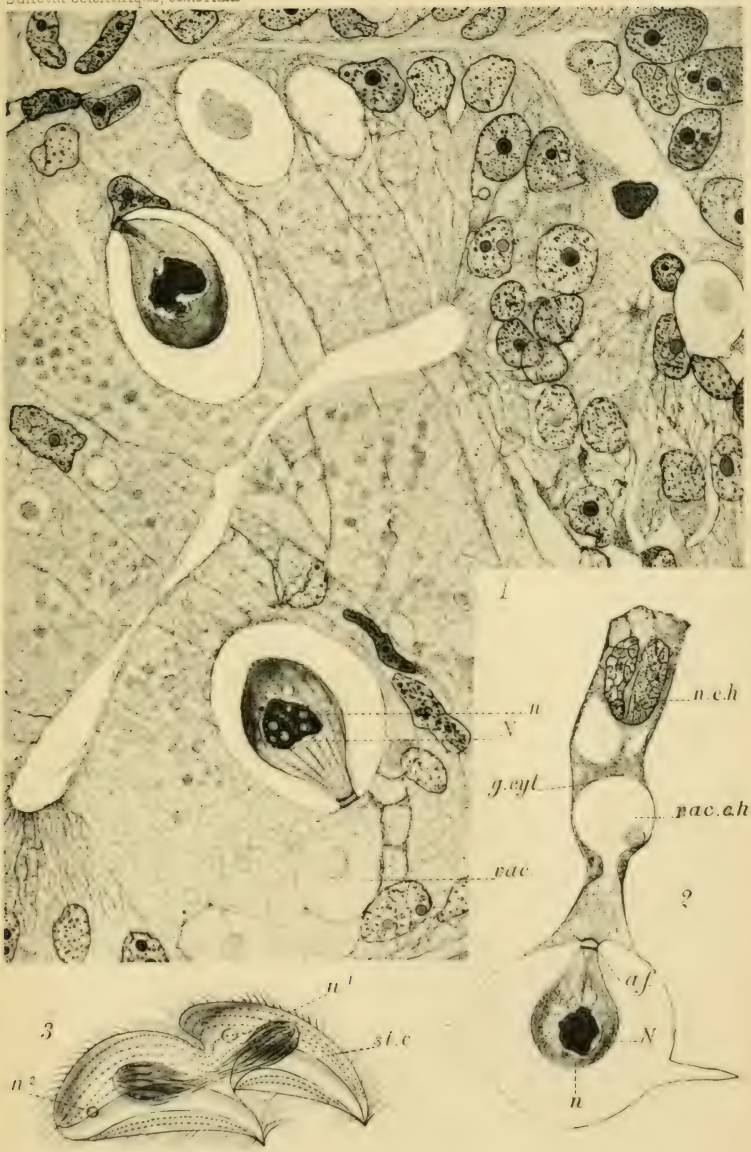
PLANCHE .

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

Fig. 1. — Fragment du foie de *Sphærium corneum* L. montrant deux *Cepe della.* × 1.609.

Fig. 2. — *Cepedella* dans la lumière agrandie d'un diverticule hépatique. La cellule-hôte a seule été figurée ; elle montre la dégénérescence vacuolaire. × 1.600 environ. L'Infusoire a la forme de larme batavique.

Fig. 3. — Dessin in vivo de la division transversale de *Cepedella hepatica* × 2.000.



CEPEDELLA HEPATICA POYARKOFF

5 WHSE 02251

1289